ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ ИМ. А.А. БОРИСЯКА
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

На правах рукописи

Алифанов Владимир Рудольфович

ЯЩЕРИЦЫ (LACERTILIA) МЕЗОЗОЯ И РАННЕГО КАЙНОЗОЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ АЗИИ

Специальность 25.00.02 – палеонтология и стратиграфия

ДИССЕРТАЦИЯ
на соискание учёной степени
доктора биологических наук

Москва – 2019

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ……...……..… 4–11

ГЛАВА I. ОСНОВНЫЕ КОНСТРУКТИВНЫЕ И ТИПОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЧЕРЕПА, НИЖНЕЙ ЧЕЛЮСТИ И ЗУБНОЙ СИСТЕМЫ ЯЩЕРИЦ

1.1.Височные окна и дуги ……...….…….…..... 12–19

1.2.Череп ящериц как кинетическая конструкция…… …….……..... 19–32

1.3.Морфология отдельных элементов черепа …….…….……... 32–42

1.4. Нижняя челюсть……...……..... 42–46

1.5.Зубная система……..... 46–58

1.6.Остеодермы……..... 58-59

ГЛАВА II. ИСТОРИЯ И ПРОБЛЕМЫ КЛАССИФИКАЦИИ ЯЩЕРИЦ

2.1.Биологическая систематика и филогенетика: некоторые замечания …….…..….. 60–65

2.2.Современные представления о классификации и филогенезе основных таксонов ящериц ……..... 65–78

2.3.Морфо-типологическая классификация макротаксонов ……...……....… 78–98

ГЛАВА III. СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

3.1. К истории изучения ящериц Центральной Азии ……...……...……...…… 99–102

3.2. Систематический обзор……..……...……....….....…… 103

Отряд Lacertilia …….…… 103

Подотряд Scincogekkonomorpha ……. 103–104

Инфраотряд Anguimorpha……...……..……..…….…… 104–144

Инфраотряд Scincomorpha …….. 144–181

Инфраотряд Lacertognatha……..…….……..……. 181–188

Подотряд Iguania …….. 189–190

Инфраотряд Iguanota……..……..…… 190–219

Инфраотряд Chamaeleomorpha……..…….. 220–281

Инфраотряд Agamognatha……...……. 282–308

ГЛАВА IV. АССОЦИАЦИИ ЯЩЕРИЦ ЦЕНТРАЛЬНОЙ АЗИИ: ВОЗРАСТ, ЭТАПНОСТЬ ФОРМИРОВАНИЯ И СОСТАВ

4.1.Этапы развития тетрапод Центральной Азии в меловом периоде ……..…..….. 309–331

4.2. Становление и развитие эволюционного разнообразия ящериц Центральной Азии в мезозое и раннем кайнозое……...……...……...…. 331–340

4.3. Заключительные замечания …….……...……..……..……. 340–343

ГЛАВА V. ЯЩЕРИЦЫ В БИОЦЕНОЗАХ МЕЛА И ПАЛЕОГЕНА ЦЕНТРАЛЬНОЙ АЗИИ
5.1.Физиологическая экология ящериц в свете данных палеонтологии 344–355
5.2.Абиотические и биотические причины разнообразия ящериц Центральной Азии
…….…..... 355–367
5.3.Особенности разнообразия ящериц в древности……..…….…..... 367–374
5.4.Нишевое разделение ящериц в меловое и палеогеновое время …..…..……..... 374–379
5.5.Некоторые итоговые положения…….……..…… 380
ГЛАВА VI. ЗООГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИСТОРИЯ ЯЩЕРИЦ ЦЕНТРАЛЬНОЙ АЗИИ
6.1.Общие замечания ……..……. 381–384
6.2. Гипотезы географического происхождения и распространения ящериц……..... 384–390
6.3.Место Центральной Азии в зоогеографической истории мезозоя……..... 390–399
6.4.Ящерицы и зоогеографическая история Центральной Азии……..... 399–409
6.5.Географическое происхождение и распространение Iguanomorpha..……..... 409–417
6.6. Географическое происхождение и распространение неигуаноморфных ящериц
……..... 417–423
6.7.Обобщающие тезисы .....…..…….……..... 423–424
ЗАКЛЮЧЕНИЕ И ВЫВОДЫ…….……...…….. 425–426
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ…….....……...……...…… 427–473
ПРИЛОЖЕНИЕ 1. МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ЯЩЕРИЦ В МОНГОЛИИ И В АЗИАТСКИХ СТРАНАХ СНГ
Юра…….… 474
Нижний мел …….……. 475–480
Верхний мел ……...…….. 481–501
Палеоген ……...…….……... 501–506
Неоген ……...…….……... 506
Плейстоцен ……...…… 507
ПРИЛОЖЕНИЕ 2. ФОТОТАБЛИЦЫ
Объяснения к фототаблицам.....……...……...……..……..… 508–516
Фототаблицы I–XXXI……....517–547

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность работы. Ящерицы – одна из самых крупных и широко распространённых групп современных пресмыкающихся. Её разнообразие давно привлекает к себе внимание биологов разных специальностей. Не раз ящерицы оказывались в центре обсуждения различных научных проблем, в том числе связанных с построением классификации тетрапод. При изучении собственно ящериц исследователи часто указывают на трудности в связи с параллелизмами, охватывающими практически все системы их органов. Вместе с тем ресурс морфологических данных, которые несут в себе представители группы, до конца ещё не исчерпан, даже в отношении таких ключевых и сравнительно легко доступных для изучения систем, как череп, нижняя челюсть и зубная система.

Очевидно, что большие возможности для развития представлений на эволюцию ящериц открывают ископаемые данные. Долгое время палеонтология слабо влияла на теоретические проблемы из-за редкости и фрагментарности находок (небольшие общие размеры и облегчённый скелет, свойственные представителям группы, определяют быстрое посмертное разрушение и снижают вероятность захоронения). В последние годы ситуация существенно изменилась благодаря активности и широкой географии поисков. На общем фоне выделяются находки ископаемых ящериц из Монголии. В этой стране они многочисленны, нередко представлены в виде черепов и скелетов, имеют большое таксономическое разнообразие и широкий диапазон возрастов, позволяя подойти к решению ряда актуальных и выходящих за частные рамки задач. Кроме переосмысления деталей классификации группы, материалы из Монголии в совокупности с данными из прилегающих стран перспективны для определения деталей фаунистических связей Центральной Азии в мелу и палеогене, биостратиграфических корреляций и палеоэкологических заключений. Последним задачам соответствуют такие свойства ящериц, как высокие темпы эволюции и быстрая приспособляемость к локальным биотопам.

В целом ископаемые ящерицы Монголии позволяют охарактеризовать реальный ход эволюции обсуждаемой группы в эпохи её активного становления на относительно небольшой территории. Возможность исследований подобного рода где-либо ещё внутри и за пределами Азии пока отсутствует.

Цель и задачи исследования. Диссертация посвящена реконструкции истории ящериц на территории Центральной Азии. Под последним названием имеется в виду и современный географический регион, из которого происходит большое количество ископаемых форм, и древний континент, существовавший в течение второй половины мезозоя и в самом начале кайнозоя. Главная цель была достигнута через решение изложенных ниже практических и теоретических задач:

- характеристика ключевых морфологических особенностей черепа у современных и ископаемых форм, а также оценка их значения для построения адекватного установленному разнообразию группы варианта её классификации;

- сбор, описание новых и обзор известных ископаемых форм из Монголии, России и стран Средней Азии;

- реконструкция этапов формирования разнообразия на территории Центральной Азии в течение мела и палеогена;

- определение зависимости хода изменений разнообразия от биотических и абиотических факторов;

- выяснение роли Центральной Азии в происхождении и распространении крупных таксонов.

Авторский вклад в работу. В основу диссертации положено изучение коллекции ископаемых ящериц, собранных на территории Монголии полевыми отрядами ССМПЭ/СРМПЭ. Автор установил большое число новых таксонов, которые позволили расширить представления о донеогеновом разнообразии группы. При реконструкции родственных связей он использовал ряд новых признаковых систем и мало обсуждаемые виды параллелизмов, построив собственный вариант макроклассификации с учётом данных неонтологии и палеонтологии. Впервые определены фаунистические этапы эволюции ящериц в Центральной Азии, охарактеризованы факторы, влиявшие на их смену, а также основные направления географического распространения.

Материал. Работа основана на изучении ископаемых ящериц, хранящихся в фондах Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН, которая по количеству образцов является одной из самых крупных в мире. В коллекцию входят материалы из разновозрастных местонахождений Монголии: раннемеловых (Татал, Хобур), позднемеловых (Тугрикийн-Ширэ, Удан-Сайр, Хермин-Цав, Хульсан, Цаган-Хушу, Нэмэгэту, Гурилийн-Цав, Бугийн-Цав) и палеогеновых (Цаган-Сайр, Цаган-Хушу, Хайчин-Ула II, III, Хоер-Дзан, Эргилийн-Дзо). Часть образцов происходит из Казахстана и Таджикистана.

Значительный вклад в пополнение коллекций ископаемых ящериц внёс Южно-Гобийский отряд ССМПЭ и его руководитель – кбн В.Ю. Решетов. В попутных поисках принимали участие многие отряды ССМПЭ/СРМПЭ, в том числе возглавляемые кбн Ю.М. Губиным, кбн Е.Л. Дмитриевой, кбн Н.Н. Бахуриной, кбн А.А. Карху, кбн С.М. Курзановым, дбн Е.Н. Курочкиным, и др.

Специальные поиски на ряде местонахождений в 1992, 1999 и 2003 гг. проводил Палеогерпетологический отряд СРМПЭ под руководством автора диссертации.

Уникальность коллекции подчёркивают раннемеловые материалы из местонахождения Хобур, содержащие несколько сотен образцов. Аналогичное значение имеют находки из среднеэоценовых местонахождений Хайчин-Ула II и III, включающие десятки экземпляров, главным образом, челюстных костей и позвонков. Материалы из Хобура и Хайчин-Улы связаны с разработкой линзовых скоплений костей, что делает повторение результатов первых сборов в ближайшее время маловероятным. Находки позднемеловых ящериц также исчисляются десятками образцов. Их большая часть представлена челюстными, черепными или, реже, скелетными материалами. Это наиболее богатая таксономически часть коллекции. В фондах ПИН РАН ряд образцов имеет уникально полную сохранность или принадлежит к редким по встречаемости формам.

Автор также имел возможность непосредственно ознакомиться с материалами, добытыми Польско-Монгольской палеонтологической экспедицией, в фондах Института палеобиологии ПАН (Варшава) в 1989 и 2008 гг., а также с коллекцией юрско-раннемеловых ящериц Южной Англии, хранящихся в Музее естественной истории (Лондон), в 1994 г. Некоторые образцы из фондов Зоологического института РАН для изучения предоставил кбн И.Г. Данилов.

При определении и сравнении ископаемых материалов, а также для изучения морфологии и разнообразия современных форм автор пользовался остеологической коллекцией, которая включает представителей не только широко распространённых, но и ограниченных небольшой территорией обитания (в том числе за пределами Евразии) семейств. Особое внимание уделялось строению челюстных мышц. На этот предмет отпрепарированы представители семейств Scincidae (Eumeces snaideri), Lacertidae (Lacerta agilis, Eremias arguta), Gekkonidae (Teratoscincus scincus), Varanidae (Varanus griseus, Varanus niloticus), Anguidae (Anguis fragilis, Pseudopus apodus), Agamidae (Phrynocephalus mistaceous, Laudakia caucasica, Trapelus sanguinolentus), Uromastycidae (Uromastyx aegiptia), Chamaeleonidae (Chamaeleo sp.).

Методы исследования. В работе применялся широкий ряд общих и специальных методов. При классификационных построениях использован подход, практикующийся в рамках эволюционной таксономии. Он подразумевает эмпирическое выделение ключевых морфологических структур, анализ иерархии признаков или признаковых комплексов, соответствующих порядку их развёртывания в эволюции таксона, построение семогенетических схем и реконструкцию филогенетических связей в согласовании с классификационными конструкциями (Симпсон, 2006). В качестве существенной обозначена проблема параллелизмов. Их форма, имеющая регулярный характер проявления, использована как основа для определения числа и составов таких ключевых для ящериц макротаксонов, как

инфраотряды. Для некоторых краниологических комплексов проводился морфо-функциональный анализ. Итоги подобного рода исследований позволяют оценить глубину хиатусов сравниваемых групп (при построении естественной классификации это также важно, как и оценка родства по сходству).

При характеристике ископаемых ассоциаций ящериц за единицу их структуры выбрано семейство, которому свойственен устойчивый комплекс скелетных признаков, обычно дополняемый значительным внутригрупповым разнообразием и широким распространением. Сравнение близко- и разновозрастных ассоциаций друг с другом производилось с помощью списков таксонов, таблиц и наглядных графиков. Подъёмы и спады разнообразия рассматривались с точки зрения влияния на них биотических и абиотических факторов.

Ряд проблем морфологии, палеозоогеографии и биостратиграфии континентального мела Центральной Азии потребовал обсуждения данных по динозаврам и ископаемым змеям.

Научная новизна. Работа содержит разнообразные новые сведения по морфологии, систематике, экологии, геологическому и географическому распространению ящериц в Центральной Азии. Столь широкий охват данных ранее в исследованиях по ископаемым ящерицам не проявлялся.

При обсуждении проблем эволюции ящериц учтена такая сложная морфо-физиологическая адаптация, как кинетизм черепа. Особенности этой системы (амфикинетизм), ключевой для данной группы, позволяют аргументированно представить её монофилетическим таксоном, что расходится с текущими представлениями. Ряд признаковых комплексов черепа, нижней челюсти и зубов впервые охарактеризован морфотипологически или упорядочен с точки зрения этого подхода. В работе использована авторская классификация ящериц, которая построена на основе эволюционно-таксономических установок, не практикующихся в современных исследованиях. Конкретно классификация содержит 23 таксона группы отряда (9 предложено автором) и более 60 семейств (15). В обзоре представлены диагнозы и синонимика 95 (45) видов из Монголии и стран СНГ. Большинство из них проиллюстрировано.

По изученным материалам автором установлена этапность формирования разнообразия ящериц на территории Центральной Азии, а для фаун наземных тетрапод мела Монголии и Центральной Азии выделена серия этапов исторического развития с определением возрастных границ. Автором диссертации также отмечена зависимость подъёмов и падения разнообразия ящериц от биоценотических перестроек и изменения климатических условий, предложена гипотеза распространения последней группы вместе с пионерными

сообществами, сформировавшимися вокруг цветковых растений, и охарактеризована гипотеза её происхождения на территории Афролавразии, распад которой привёл к формированию нескольких центров диверсификации. Эта же гипотеза объясняет происхождение различных подгрупп такого ключевого для объяснения географического происхождения ящериц таксона, как Iguanomorpha (Iguanidae s.l.). Оценена роль Центральной Азии в географическом происхождении и распространении ископаемых и современных семейств ящериц в мелу и палеогене. В результате показано, что данный континент предстаёт одним из самых крупных в сравнении с другими ему подобными.

Основные защищаемые положения:

1. По рецентным и ископаемым данным выявлены ключевые для классификации ящериц остеологические комплексы. В качестве последних выступают особенности строения височных дуг, нёбного отдела, нижней челюсти, зубов, включая, прежде всего, способ их прикрепления, и остеодермального покрова.

2. Остеологические данные, рассмотренные с учётом разнообразия их проявления как у современных, так и вымерших видов, позволяют построить морфо-типологическую классификацию макротаксонов ящериц. По ней группа принята отрядом Lacertilia, который разделён на два подотряда и шесть инфраотрядов: Anguimorpha, Scincomorpha, Lacertognatha (Scincogekkonomorpha); Iguanota, Chamaeleomorpha, Agamognatha (Iguania). Инфраотряды включают 14 микроотрядов, объединяющие более 60 вымерших и современных семейств.

3. Эволюция ящериц на территории Центральной Азии в течение мезозоя и раннего кайнозоя проходила в виде трёх различных по составу и доминирующим группам этапов: юрско–раннемелового (доминирующая группа – Scincomorpha), позднемелового (Chamaeleomorpha) и палеогенового (Agamognatha).

4. Донеогеновое разнообразие ящериц в Центральной Азии формировалось на фоне изменений климата и биоценотических перестроек. Совмещение благоприятных условий привело к подъёмам разнообразия группы в апт–альбе, в среднем кампане и палеогене.

5. Разнообразие ящериц на территории Центральной Азии складывалось под действием фаунистических изоляций и связей. Изоляции в раннем мелу, а также в сантоне–кампане привели к появлению наибольшего числа эндемичных групп. Ощутимый вклад в состав разнообразия внесли Северная Америка и Юго-Восточная Азия. Связи фаун этих территорий с Центральной Азией в позднем мелу и палеогене имели неоднократный и, предположительно, одновременный характер. В палеогене впервые сложились связи Центральной Азии с Индостаном и Европой.

Теоретическое и практическое значение. Некоторые результаты исследования важны для совершенствования методов построения классификации ящериц и других групп тетрапод. Данные о развитии разнообразия ящериц в Центральной Азии могут быть учтены при анализе разнообразии группы на других территориях, где ископаемые материалы бедны. Уточнения, касающиеся определения возраста ассоциаций ящериц Центральной Азии, важны при обсуждении проблем биостратиграфии мела Монголии и прилегающих стран. Работа вносит множество новых деталей в представления на эволюцию биоты Центральной Азии в мелу и раннем кайнозое. Реконструкции донеогеновых палеозоогеографических связей последней территории позволяют описать место происхождения и направление расселения не только ящериц, но и других групп пресмыкающихся. Исследование ведёт к пониманию ценности современных таксонов, что важно для организации охранных мероприятий. Многие представленные в нём данные могут быть использованы в учебниках и руководствах по зоологии, палеонтологии, биогеографии и герпетологии.

Апробация работы и публикации. Отдельные положения диссертации изложены на семинарах сектора позвоночных в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН, на морфологическом семинаре кафедры зоологии позвоночных МГУ (2012 г.) и семинаре лаборатории герпетологии ЗИН (2014). Результаты докладывались на 2-й Всероссийской конференции «Современные проблемы биологической эволюции» (Москва, 2014 г.), на 6, 7 и 8-ом Всероссийских совещаниях «Меловая система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии» (Владивосток, 2014 г., Феодосия, 2016 г., Белгород, 2018 г.), на 6-ом съезде Герпетологического общества (Пущино, 2015) и на конференциях «Палеострат-2014, 2015, 2017». Имели место выступления на международных мероприятиях: на 3-м Мировом конгрессе герпетологии (Прага, 1997 г.), конференциях, посвящённых местонахождению Мессель в Дармштадте (1991 г.) и юбилеям ССМПЭ (1989, 2009 и 2014 гг.).

Автором опубликован большой цикл статей, посвященных изучению проблем разнообразия ископаемых ящериц Монголии и Центральной Азии в целом (Алифанов, 1988, 1989а, б, 1991, 1993а, 1996, 2004а, 2009б, 2012а, 2013, 2016а, 2018б; Alifanov, 2018; Borsuk-Bialynicka, Alifanov, 1991; Kordikova et al., 2001; Daza et al., 2012). По теме также представлена серия обзоров ископаемых таксонов в рамках авторской монографии (Алифанов, 2000) и глав в коллективных монографиях (Alifanov, 2000; Алифанов, 2012б), в которых, кроме того, обсуждены проблемы филогенеза, классификации, геологического и географического распространения ящериц в прошлом.

Ряд работ посвящён разным аспектам изучения ящериц в виде материалов конференций (Алифанов, 2014в, г; 2016в; 2018а), тезисов докладов (Алифанов, 1989в, 2009а, 2014а,б, 2015, 2017а; Alifanov, Tatarinov, 1991; Kordikova et al., 1997) и статей по итогам докладов (Алифанов, 1993б, 2016б; Alifanov, 1993). Часть публикаций носит научно-популярный характер изложения (Алифанов, 2004б, 2007, 2017б; Алифанов, Курочкин, 2012; Алифанов, Грабовский, 2017; и др.).

Исследование стоящих в центре внимания работы ископаемых ящериц пересекается с некоторыми проблемами изучения динозавров (Алифанов, 2003, 2008, 2012г-з; Алифанов, Терещенко, 2003, Алифанов, Савельев, 2013, 2015, 2016а, б; Туманова и др., 2003, 2004; Аверьянов, Алифанов, 2012; Godefroi et al., 2004 и др.) и ископаемых змей (Алифанов, 2012в). Всего по теме диссертации заявлено 46 опубликованных работ. Из них на рецензируемые журналы приходится 23 статьи.

Сокращенные названия организаций:

ЗИН (ZIN PH, ZIN PC, ZISP PC) – Зоологический институт РАН (Санкт-Петербург);

ИЗ АН Каз – Институт зоологии АН Казахской ССР (Алма-Ата);

МПЭ АН СССР – Монгольская палеонтологическая экспедиция АН СССР;

ПИН – Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН (Москва);

РАН – Российская академия наук (ранее АН СССР);

СРМПЭ (ССМПЭ) – Совместная Российско (Советско)-Монгольская палеонтологическая экспедиция;

ССМГЭ – Совместная Российско-Монгольская геологическая экспедиция;

ТГПИ (также TGPI) – Тираспольский государственный педагогический институт;

ЦНИГР музей (также CMGE, или CCMGE или CMPG) – Центральный научно-исследовательский геологоразведочный музей им. акад. Ф.Н. Чернышова (Санкт-Петербург);

AMNH (ранее также AM) – Американский музей естественной истории (Нью-Йорк);

FMNH – Филдовский музей естественной истории (Чикаго);

GIN (ранее также GIN GSP, GI SPS, GIN DPS, GIN PSS), или IGM, или MGI – Геологического института АН Монголии (Улан-Батор);

IVPP – Институт палеонтологии позвоночных и палеоантропологии (Пекин);

KGE – Капчагайская геологическая экспедиция;

MPC, или MPD – Палеонтологический центр АН Монголии (Улан-Батор);

NHMW – Естественно-исторический музей Университета Вены (Австрия);

ZPAL – Институт палеобиологии Польской академии наук (Варшава).

Благодарности. Исследование инициировано академиком Л.П. Татариновым. За полезные советы и обсуждение промежуточных результатов автор признателен акад. А.В. Лопатину, дбн И.А. Вислобоковой, дбн И.В. Новикову, дбн В.Б. Суханову, кбн А.Г. Сенникову, кбн Т.А. Тумановой, А.С. Раутиану (ПИН РАН), кбн В.Ф. Орловой (Зоомузей МГУ), дбн Н.Н. Иорданскому (ИПЭЭ РАН) и дбн С.В. Савельеву (НИИ морфологии человека РАН). Следует отметить доброжелательность и готовность к содействию проф. М. Борсук-Бялыницкой (Институт палеобиологии ПАН). Автор благодарен академику Р. Барсболду и многим коллегам из Геологического института и Монгольского палеонтологического центра МАН за плодотворное сотрудничество в полевых исследованиях и обсуждение их итогов.

Работа поддерживалась грантами Президента РФ для ведущей научной школы академика Л.П. Татаринова № 00-15-97754, НШ-1840-2003.4, НШ-6228.2006.4 и РФФИ (№ 13-05-00302, 16-05-00408).

ГЛАВА I. ОСНОВНЫЕ КОНСТРУКТИВНЫЕ И ТИПОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЧЕРЕПА, НИЖНЕЙ ЧЕЛЮСТИ И ЗУБНОЙ СИСТЕМЫ ЯЩЕРИЦ

Глава посвящена особенностям строения черепа, нижней челюсти и зубной системы ящериц. Большой раздел отведён краниальному кинетизму в силу его исключительной важности для понимания морфо-биологической специфики обсуждаемой группы. В целом внимание уделено тем структурным элементам и комплексам, которые значимы для филогенетических реконструкций и классификационных построений с перспективой привлечения ископаемых данных.

1.1. Височные окна и дуги

1.1.1. Типы фенестрации височно-скуловой области крыши черепа у пресмыкающихся. Во второй половине XIX в. вместе с развитием эволюционных идей возникла необходимость создания филогенетической классификации наземных позвоночных на основе сравнительных сведений о строении внутренних органов. Развитие морфологического направления исследований привело к появлению в начале XX века типологии фенестрации височно-скуловой области черепа. Она позволила осмыслить накопленный к тому времени огромный массив данных по разнообразию современных и ископаемых тетрапод и, тем самым, открыть новый этап в истории классификации последних. В указанном аспекте большое значение имеют пресмыкающиеся, поскольку, в отличие от других классов тетрапод, у них строение черепа подвержено значительным структурным вариациям.

Начало формированию типологии фенестрации крыши черепа тетрапод положил Г. Осборн (Osborn, 1903 a,b, 1904). По его представлению, часть групп наземных позвоночных животных является носителями *диапсидного* типа, т.е. конструкции с двумя височными дугами и окнами (под ними подразумеваются крупные отверстия в заглазничной части крыши черепа, обычно обрамлённые тремя или более костями), а часть – *синапсидного* типа, т.е. однооконной и однодужной конструкции. Обладателей выделенных типов предлагалалось классифицировать в составе таксонов высокого ранга: Diapsida и Synapsida. Такое представление почти сразу вызвало дискуссию о соответствии типологии фенестрации реальному ходу эволюции. Сомнения, в частности, вызвала классификация черепах, поскольку они формируют, преимущественно, сплошную (а не синапсидную, как было допущено Осборном) крышу черепа. Формальность типологии фенестрации подчёркивалась оппонентами с помощью, например, предположения о вторичном закрытии окон (Goodrich, 1916). Это теоретическое представление, которое трудно опровергнуть, сочувственно воспринимается некоторыми современными авторами.

Несмотря на критику, картину фенестрации попытался развить С. Виллистон (Williston, 1917, 1925), введший два новых типа: *анапсидный* (височных дуг и окон нет) и *парапсидный* (наличие одного верхнего височного окна и одной верхней височной дуги; синапсидность тогда становится конструкцией с нижней височной дугой). Нововведения позволили обосновать выделение соответствующих таксонов: Anapsida и Parapsida.

В дальнейшем фенестрационная типология породила у нескольких поколений систематиков, морфологов и палеонтологов иллюзию о её глубоком соответствии реальным филогенетическим процессам, даже вопреки данным конкретных исследований, которые довольно быстро привели к сомнению, например, в монофилетичности таксона Parapsida, объединившего ихтиозавров и сквамат. В итоге ихтиозавры оказались классифицированы в особом подклассе, а скваматы – в составе таксона Diapsida. Последнее выглядит понятно в свете их несомненного родства с гаттерией (Sphenodon), обладающей типологической диапсидностью. При этом у сквамат нижних височных дуг не бывает, а верхние височные дуги выражены только у ящериц. Отказ от Parapsida привел и к выходу из употребления соответствующего фенестрационного типа.

Попыткой залатать в картине типологиии фенестрации “брешь” выглядит введение таксона Euryapsida Colbert, 1945 (завроптеригии и их родственники) вместо таксона Sinaptosauria. Представителям последней группы был приписан эвриапсидный тип фенестрации. Формального определения он не получил, но вошёл в употребление исподволь вместо парапсидности.

Дискуссия о соответствии фенестрационных типов филогенезу пресмыкающихся находит отражение в современности, например, в обсуждении первичности (эта точка зрения преобладает) или вторичности (Reisz et al., 1984; Whiteside, 1986; Evans, 2003, 2008; Evans, Jones, 2010) типопологической диапсидности. Под вторичностью имеется в виду возникновение нижних височных дуг после формирования верхних. В рамках обсуждения этой проблемы возникла гипотеза происхождения диапсидности у ринхоцефалов от парапсидного состояния, свойственного большей части их ископаемых представителей (рис. 1). Имеет место представление о возможной независимой утрате височных дуг (Gauthier et al., 1988), наличие которых рассматривается как плезиоморфия (Benton, 1985; Evans, 1988; DeBraga, Rieppel, 1997). Высказывалось также мнение о неоднократной утрате нижних височных дуг и их восстановлении в филогенезе диапсид (Müller, 2003). Забытым оказалось представление Э. Гудрича (Goodrich, 1918), который, как отмечалось выше, сомневался в надёжности данных о типах фенестрации крыши черепа для классификации, предположив деление пресмыкающихся и наземных тетрапод в целом на два морфофизиологических типа (надкласса): Theropsida и Sauropsida.

Одна из слабостей типологии фенестрации заключена в том, что она не имеет устоявшейся теории образования окон и дуг. Обычно картина сводится к возможности перераспределения мускульных волокон челюстных аддукторов. Однако такое представление очень поверхностно, поскольку в реальности строение крыши черепа может быть преобразовано без фенестрации (черепахи). При этом конструкции, близкие к оконным, способны возникать путём вырезок. Например, у некоторых представителей анапсидных в целом черепах формирование двух вырезок височно-скуловой части крыши черепа сзади и снизу ведёт к образованию перемычки, которая имитирует височную дугу оконного типа. Вырезки могут соединяться, приводя к тому, что боковые стенки височно-скуловой области черепа формируются только мозговой капсулой.

Рис. 1. Исходная парапсидность (*а, б*) и вторичная диапсидность (*в*) у ринхоцефалов (вид слева): *а* – Priosphenodon avelesi Apesteguia et Novas, 2003; поздний мел Аргентины (по: Evans, Jones, 2010, fig. 2.2, b); *б* – Palaeopleurosaurus posidoniae Carroll, 1985 (Pleurosauridae); ранний мел Германии (по: Evans, Jones, 2010, fig. 2.2, h), *в* – Sphenodon punctatus (Sphenodontidae).

Вера в соответствие типологии фенестрации реальному ходу эволюции пресмыкающихся ныне существенно поколеблена серией “революционных” работ по морфогенезу и филогенезу черепах, некоторые из которых опубликованы под парадоксальным, с точки зрения истории проблемы, названием: “Черепахи как диапсидные пресмыкающиеся” (Rieppel, de Braga, 1996; Rieppel, 2000a). Теоретическая неопределённость в данном случае, видимо, должна быть преодолена через признание многократного формирования разных оконных конструкций из анапсидного состояния в рамках названных выше таксонов, предложенных Э. Гудричем.

1.1.2. Гомология височных дуг. При обсуждении проблем фенестрации трудности вызывают некоторые однооконные конструкции, поскольку устоявшихся или очевидных критериев для определения окна в качестве верхнего или нижнего нет. Заметим, что окна являются косвенной структурой и не могут быть адекватно описаны без характеристики обрамляющих их костей. В определении гомологии последних заложена перспектива развития типологии фенестрации черепа.

Основание височных дуг формируют три кости: надвисочная (os supratemporale), чешуйчатая (os squamosum) и квадратно-скуловая (os quadrate-jugale) кости. В реальности сразу все три кости в черепе пресмыкающихся представлены редко. Например, у типологически диапсидного текодонта Chasmatosaurus (Proterosuchidae) при сохранении рудимента надвисочной кости основания верхних и нижних височных дуг поддерживаются чешуйчатой и квадратно-скуловой костями соответственно.

Интересна проблема гомологии чешуйчатой кости, под которой у ранних авторов имелось в виду покровное окостенение, закладывающееся первично на латеральной стороне ушной капсулы в области горизонтального полукружного канала и частично выше квадратной кости, что примерно соответствует их положению у птиц и млекопитающих. Однако в дальнейшем возобладало мнение о первичной связи чешуйчатой кости с квадратной костью и её вторичном смещении на ушную капсулу (Brock, 1935), как это было ранее установлено в эмбриогенезе современных амфибий.

Сложность в проблему вносит тот факт, что у архаичных тетрапод в этой области расположены две кости, получившие название “надвисочной” и “чешуйчатой”. Позднее у современных амфибий, судя по месту их появления, были обнаружены две сливающиеся закладки их единственной чешуйчатой кости, которые, видимо, являются гомологами названных выше костей стегоцефалов, а также надвисочной и преджаберной (os praeoperculare) костей рыб. Таким образом, речь идёт о двух чешуйчатых костях, которые Н.С. Лебёдкина (1979), подробно разбиравшая проблему, предлагает именовать os squamosum (покровное окостенение мозговой капсулы) и os praeoperculo-squamosum (покровное окостенение палато-квадратного хряща). Первая гомологична надвисочной кости пресмыкающихся и чешуйчатой кости птиц и млекопитающих, а вторая – чешуйчатой кости у большинства пресмыкающихся.

Для пресмыкающихся обсуждаемая тема позволяет по-новому посмотреть на некоторые текущие и забытые проблемы. Например, у птиц, ведущих, как считается, происхождение от диапсидных (в таксономическом смысле) предков, чешуйчатые (надвисочные) кости не только встроены в мозговую коробку, образуя её внутреннюю стенку, но у некоторых ископаемых форм (например, у Confuciusornis dui: Hou et al., 1999) могут вме-

сте с заглазничной костью формировать височную дугу. В этом случае возникает предположение о негомологичности костей, служащих основанием верхних височных дуг у разных групп диапсид. Такой взгляд порождает у нас сомнение, например, в монофилетичности таксона Archosauria и в гипотезе происхождения птиц (и родственных им динозавров) от текодонтов (базальных архозавров), у которых, как отмечалось выше, надвисочные (чешуйчатые) кости редуцированы.

1.1.3. Фенестрация черепа у ящериц. Морфологический интерес к ящерицам (Lacertilia) сформировался задолго до начала разработки типологии фенестрации, ещё на рубеже XVIII–XIX вв. На старте он проявлялся в виде фиксирования только внешних характеристик: общие размеры, развитие конечностей, окраска, расположение роговых чешуй. Позднее для реконструкции филогенеза ящериц учитывались все доступные для изучения морфологические данные. В этом отношении показательна классическая работа Ч. Кэмпа (Camp, 1923), в которой было уделено внимание черепу, посткраниальному скелету, некоторым узлам мышечной системы, строению языка, покровов и данным палеонтологии. Детальность параметров сравнения усилена в современных кладистических работах. Например, в последней крупной публикации по филогении ящериц и Squamata в целом (Gauthier et al., 2012) число рассмотренных признаков превышает 600. Признаки скелета в общем списке преобладают. Проблема фенестрации в подобного рода работах в качестве существенной не поднимается, поскольку является предметом более специального изучения.

В свете изложенных выше проблем интересны данные о состоянии фенестрации крыши черепа у современных ящериц. Они, кроме типичной парапсидности (рис. 2, *а ,б;* 3, *а*), демонстрируют также примеры отсутствия верхних височных окон при сохранении элементов височных дуг, т.е. анапсидный тип (формально отмечается у некоторых Lacertidae, всех Cordylidae и Xantusiidae: рис. 2, *в, г*). Существуют также примеры утраты верхних височных дуг после формирования верхнего височного окна (*постпарапсидность*; устанавливается, например, у Acontiidae: Rieppel, 1981). Дуги, предположительно, могут терять целостность путём размыкания связи их элементов на дофенестрационном уровне (*постанапсидность*). Такой вариант преобразования можно предположить у Gekkota (рис. 2, *д*). Фактически в последнем случае максимального развития достигает характерная для всех ящериц вентроокципитальная вырезка.

На фоне дискуссии о первичности типа фенестрации височно-скуловой области черепа у ящериц необычным оказалось сообщение о Tianyusaurus zhengi (Gilmoreteiidae; опред. автора) из позднего мела Китая (Хэнань) с двумя височными дугами (Lü et al., 2008). Такая находка, как кажется, подтверждает гипотезу исходной диапсидности ящериц, вытекающую из представлений Г. Осборна.

Рис. 2. Парапсидный (*а, б*), анапсидный (*в, г*) и, предположительно, постанапсидный (*д*) типы фенестрации заглазничной части крыши черепа (вид сверху): *а* – серый варан (Varanus griseus, Varanidae), б – желтопузик (Pseudopus apodus, Anguidae), *в* – прыткая ящерица (Lacerta agilis, Lacertidae), *г* – лепидофима (Lepidophyma flavimaculatus, Xantusiidae), *д* – геккон токи (Gekko gecko, Gekkonidae).

В другой публикации череп Tianyusaurus zhengi Lü et al., 2008 (Mo et al., 2010) был представлен морфологическим парадоксом на фоне появившейся к тому времени гипотезы о вторичном возникновении нижней височной дуги у Sphenodontidae. По нашему мнению, у T. zhengi в качестве нижней височной дуги воспринята фоссилизированная квадратно-скуловая связка, о чём свидетельствует её волокнистая поверхность (рис. 3, б).

На фоне разнообразия строения височной области крыши черепа ящериц интерес представляют амфисбены и змеи. Они утратили многие элементы височно-скуловой части крыши черепа, латеральную стенку которой составляют кости мозговой капсулы. Такой тип строения характерен и для некоторых ящериц.

Проблема наличия височных дуг амфисбен может быть решена с помощью привлечения данных по Sineoamphisbaena hexatabularis Wu et al., 1993 из позднего мела Китая (Wu et al., 1993;1996), у которой выражены верхние височные окна и дуги. Переднюю часть последних составляют заглазничные кости (заднелобные редуцированы). Судя по этой находке, архаичным амфисбенам, как и многим современным ящерицам, была свойственна парапсидность.

Фенестрация заглазничной части крыши черепа у змей может быть отчасти раскрыта через проблему надвисочных костей. Если у ящериц они испытывают тенденцию к редукции, иногда сохраняясь в виде элементов затылочно-теменных дужек, то у змей, как правило, являются посредниками между квадратными костями и мозговой капсулой. У некоторых форм надвисочные кости сохраняются рудиментарно в структуре мозговой капсулы (Gauthier et al., 2012, fig. 174, 0). Объяснить эволюционные направления преобразования обсуждаемых элементов у змей невозможно, если не представить формирование у их предков ещё более обширной, чем у ящериц, постеровентральной вырезки затылочной области крыши черепа, предполагающей редукцию многих костей височно-скуловой части крыши черепа, видимо, ещё на анапсидной стадии.

Таким образом, в случае с лепидозаврами типология фенестрации ясности в отношения их внутригруппового родства не вносит. При этом сквамат объединяют многие другие признаки, например, процельное строение позвонков, а лепидозавров в целом – сходное строение таза, который, судя по ящерицам и гаттерии, отличается короткими подвздошными костями и обширными тироидными окнами. На это сходство указывал ещё Ж. Буланже (Boulenger, 1918). Интересно, что тип строения таза иногда используется для определения родства ископаемых пресмыкающихся (например, динозавров). В случае с лепидозаврами он противоречит гипотезам их тесного родства с ископаемыми ихтиозаврами или пролацертилиями, однако не исключает гипотезу родства с черепахами (Алифанов, 2001).

Рис. 3. Парапсидность и псевдодиапсидность у ящериц: *а* – череп (вид сбоку) Laudakia caucasica (Agamidae), *б* – череп (вид сбоку) Tianyusaurus sp. (Gilmoreteiidae); поздний мел Китая (Mo et al., 2010, fig. 1 a).

1.2. Череп ящериц как кинетическая конструкция

1.2.1. История и методы изучения челюстного аппарата ящериц. Интракраниальная подвижность (кинетизм черепа) существует у многих групп позвоночных, обеспечивая движение верхней челюсти наряду с движением нижней челюсти. Кинетизм черепа позволяет поддерживать упругость и прочность конструкции, гасить рывки жертвы, а также открывает возможность производить её быстрый перехват для обеспечения оптимального приложения челюстей к добыче, подавления её сопротивления и дальнейшего проглатывания. Максимального развития среди пресмыкающихся кинетизм достиг у ящериц и змей. У них многие краниологические особенности могут быть поняты и объяснены только с точки зрения этой морфо-физиологической адаптации (Иорданский, 1971). Однако данные о кинетизме черепа ящериц, как уже отмечалось, слабо отражены в современных филогенетических построениях, в которых предпочтение отдаётся сбору и анализу изолированных признаков. Отчасти это связано с недостаточной разработанностью и сложностью для осмысления и изложения обсуждаемой проблемы.

Основу для современных исследований в области анатомии и функций челюстного аппарата ящериц заложили Я. Фершлёйс (Versluys, 1910, 1912), введший понятие “кинетизм черепа” для обозначения различных форм внутричерепной подвижности, и Т. Лякьер (Lakjer, 1926), уделивший внимание гомологии и деталям строения челюстной мускулатуры тетрапод, включая ящериц. Челюстная мускулатура отдельных видов ящериц с описательными, сравнительными, филогенетическими целями ставилась в центр внимания многих более поздних авторов (напр., Oelrich, 1956; Haas, 1960; Iordansky, 1970; Иорданский, 1973, 1985, 1987, 1997; Gomes, 1974; Rieppel, 1980 a,b, 1981, 1984a; Daza et al., 2011).

Изучение челюстной мускулатуры нередко переходило в обсуждение проблем кинетизма черепа. Одну из первых попыток объединить эти данные осуществил О. Брэдли (Bradley, 1903). Подробной и во многом новаторской стала работа Т. Фраззетты (Frazzetta, 1962), который построил свои выводы на результатах изучения 27 видов ящериц. Идеи Фраззетты получили подтверждение и развитие в работах Н.Н. Иорданского (1966, 1971, 1990 а, б, 2011), рассматривавшего проблемы челюстного аппарата ящериц более широко и с учётом данных о кинетизме других групп тетрапод. Кинетизму черепа ящериц и его отдельным аспектам уделяли внимание и многие другие авторы (напр., Robinson, 1967; Throckmorton, 1976, 1978; Rieppel, 1978 a, b; Smith, 1980, 1982; Borsuk-Białynicka, 1985; Arnold, 1998; Алифанов, 2000; Metzger, 2002; Evans, 2003, 2008).

В фиксировании факта наличия кинетизма черепа первичным является морфологический метод, который основан на исследовании структур костно-мышечной системы головы, а также связей между разными отделами и звеньями этой системы. Данный подход подразумевает изучение анатомических деталей на макро- и микроструктурном уровне; обычно применяется и теоретически оправдан сравнительный перенос данных с одного объекта исследования на другой. Элементом морфологического метода является манипуляционный подход, который сводится к исследованию внутричерепной подвижности на свежих материалах и влажных синдесмологических препаратах. Он позволяет оценить степень подвижности и взаимообусловленность движений тех или иных звеньев, хотя не доказывает реальности тех или иных внутричерепных движений.

Экспериментальные методы включают данные кино- и рентгенокиносъёмки, электромиографии, тензодатчиков, и др. Это направление исследований по числу опубликованных итогов явно преобладает над остальными. Разнообразная приборная техника позволяет оценить движения черепного механизма и зрительно, и количественно. На практике такого рода подходы фокусируют внимание только на функционировании отдельных звеньев и узлов черепного механизма.

В признании кинетизма большую роль сыграл метод биомеханического моделирования. Он подразумевает создание физических или графических моделей, в которых подвижные зоны между разными отделами модели уподобляются шарниру. Модели позволяют представить челюстной аппарат в виде механизма и анализировать его особенности под действием различных сил, подобных тем, что возникают в реальном челюстном аппарате в результате действия челюстных мускулов или сопротивления добычи. Анализ с помощью методов графической статики позволяет наглядно выявить основные принципы работы кинетического аппарата в целом или его отдельных звеньев и узлов, а также показать зависимость последних друг от друга.

Перечисление методов исследований не может быть исчерпывающим без сравнительного и исторического взглядов на возникновение конкретных форм интракраниальной подвижности. Такой подход подразумевает широкий взгляд на кинетизм черепа тетрапод в целом, позволяет выявить его основные типологические варианты, а также обсудить характер и стадии формирования у представителей разных филогенетических линий.

1.2.2. Амфикинетическая модель. С точки зрения кинетизма, череп ящериц представляет два подвижных между собой сегмента – затылочный (укреплён на позвоночнике и включает кости мозговой капсулы) и максиллярный (нёбно-челюстные дуги, обонятельная капсула и дерматокраний). Сегменты связаны через метакинетическую ось, т.е. через зоны подвижных контактов затылочных отростков мозговой капсулы с чешуйчатыми, надвисочными и квадратными костями (к ним, кроме нижней челюсти, крепится задняя часть нёбных стержней) и базиптеригоидное сочленение через соединение с нёбными стержнями. Метакинетическая ось обеспечивает способность максиллярного сегмента в целом поворачиваться относительно затылочного сегмента.

Максиллярный сегмент внутри себя имеет специализированные зоны подвижности. Одна из них проходит по линии лобно-теменного шва (мезокинетическая ось). Мезо- и метакинетические оси составляют пару основных кинетических осей в крыше черепа ящериц, из-за чего конструкция типологизируется как амфикинетическая. При движении лобные и теменные кости, а также связанные с ними элементы, изменяют угол своего соединения, которое способно смещаться дорсально по отношению к положению мозговой капсулы. При амфикинетизме подвижны также квадратные кости (стрептостилия). Они закреплены синдесмозом дорсально на парокципитальных отростках, а их вентральный конец смещается рострально и окципитально в зависимости от изменения конфигурации черепа или независимо. Нёбные стержни способны раздвигаться и сдвигаться поперечно при опоре на базиптеригоидные отростки. Небольшие сдвиги друг относительно друга присущи покровным костям ринального отдела.

Большой размах элементов, слагающих амфикинетическую конструкцию развит у варанид и гекконид. Вместе с тем для разных видов ящериц в литературе отмечается подавление подвижности в мезо- и (или) метакинетических осях. Обычно отсутствие подвижности в крыше черепа выражено у многих игуаний, но не у их молоди (Hallermann, 1992).

Механически максиллярный сегмент черепа ящериц представляет собой четырехзвенный шарнирный механизм, способный деформироваться относительно мозговой капсулы одним определенным способом. При функционировании отдельные подвижные элементы совершают сложную траекторию движения, изменяя конфигурацию черепа.

Для амфикинетической конструкции выделяется два способа подвижности нёба. Вариант с неподвижным типом (*фирмипалатинарность*; рис. 4, *а*) дополняется вариантом с поперечной (гипокинетической) осью подвижности нёбных стержней (*флексипалатинарность*; рис. 4, *б*), проходящей через зоны соединения крыловидных и нёбных костей. Гипокинетическая ось позволяет ослабить деформации между элементами максиллярного сегмента и увеличить размах движений верхней челюсти с общим повышением манипуляционных возможностей. Преимущество флексипалатинарного челюстного аппарата над несомненно более архаичными фирмипалатинарным типом его строения сравнимо с преимуществом возможностей большого и указательного пальцев человеческой руки над пинцетом (Иорданский, 1966). Каких-либо специальных морфологических преобразований челюстной мускулатуры при переходе к гипокинетическому амфикинетизму установить не удаётся.

Следует отметить, что с фирмипалатинарностью нередко сопряжены силовые способы обработки добычи, в связи с чем у современных и ископаемых ящериц отмечаются окципитальное увеличение размеров зубов и формирование элементов “окклюзивных отношений” между зубами нижней и верхней челюсти. Для фирмипалатинарных ящериц чаще встречаются примеры работы челюстного аппарата с возможностью самостоятельной подвижности квадратной кости (стрептостилия), которая позволяет компенсировать недостатки фирмипалатинарности и облегчает захват лёгкой по весу добычи липким языком.

1.2.3. Челюстные мускулы (рис. 5)**.** Для успешного функционирования кинетический челюстной аппарат должен обладать упругостью, которая обеспечивается не только соединением его костных частей, но и системой мускулов головы и шеи. В этом отношении особая роль принадлежит специализированным челюстным мускулам.

Рис. 4. Варианты амфикинетической модели черепа ящериц: а – фирмипалатинарный, б – флексипалатинарный (по: Иорданский, 1966).

У ящериц в составе челюстной мускулатуры отчетливо выделяется группа мускулов-протракторов, поднимающих верхнюю челюсть, и группа аддукторов, приводящих нижнюю челюсть. За опускание нижней челюсти в типичном случае отвечает соответствующий депрессор – m. depressor mandibulae (этот сравнительно небольшой мускул отходит от задней части черепа и дорсальной шейной фасции и обычно крепится на окципитальном конце ретроартикулярного отростка нижней челюсти).

Протракторы – m. levator pterygoidei и m. protractor pterygoidei – производные I дорсального констриктора глотки рыб. Они лежат в глубине височной ямы, занимая небольшой объём. Протракторы отходят от мозговой капсулы к крыловидной кости. У некоторых ящериц подниматель птеригоида редуцирован. У хамелеонов протрактор крыловидной кости связан, кроме птеригоида, с квадратной костью (Иорданский, 1990б).

Наиболее крупными и сложно устроенными являются челюстные аддукторы. В их состав входят наружный аддуктор (m. adductor mandibulae externus), ложновисочный (m. pseudotemporalis) и крыловидный (m. pterygoideus) мускулы. По отношению к челюстным ветвям (V2 и V3) тройничного нерва аддукторы чётко обособляются на наружный (m. adductor mandibulae externus) и внутренний (m. pseudotemporalis и m. pterygoideus).

Челюстные аддукторы снабжены сухожильным каркасом, который особенно сильно развит у наружного аддуктора. Самым мощным и сложным является венечный апоневроз. Он прикреплён к венечным костям и составлен из серии пластин, расходящихся веерoвидно и в разных плоскостях. Квадратный апоневроз также может состоять из нескольких пластин. Сложный апоневротический каркас часто имеет крыловидный мускул.

В челюстном аппарате ящериц имеет место система сухожильных связок. Наиболее обычны у них квадратно-скуловые связки, которые могут быть редуцированы или сильно развиты, иногда переходя с квадратных костей на ветви нижней челюсти. В типичном случае они страхуют от вывиха мандибулярный мыщелок квадратных костей.

Наружный аддуктор заполняет основной объём аддукторной ямы. Волокна этого часто сильно перистого мускула отходят от костей мозговой капсулы, квадратной кости, скуловой и височных дуг апоневрозами или непосредственно и сходятся на нижнюю челюсть прямо или через посредство венечного апоневроза. Наличие у наружного аддуктора трёх порций (поверхностной, медиальной и глубокой: Lakjer, 1926) выделить не удаётся.

Ложновисочный мускул расположен в антеромедиальной части височной ямы. Обычно он разделён на две порции: глубокую и поверхностную. Поверхностная порция, когда она развита, слабо перистая. Отходят порции мускула от латеральных стенок мозговой капсулы и фланга теменной кости, а крепятся к медиовентральной части ветви нижней челюсти. Для ложновисочного мускула апоневротический каркас не характерен.

Рис. 5. Челюстная мускулатура веретеницы (Anguis fragilis, Anguidae) от поверхностных (*а–в*) до глубоких (*г, д*) слоёв. Обозначения: M.ame – наружный аддуктор, M.dm – опускатель нижней челюсти, M.lb – подниматель глазного яблока, M.lp – подниматель крыловидной кости, M.ps – ложновисочный мускул, M.pp – протрактор крыловидной кости, M.pt – крыловидный; ветви тройничного нерва: V2 – верхнечелюстная, V3 – нижнечелюстная.

Крыловидный мускул начинается обширным апоневрозом и массой перисто упакованных волокон на ростролатеральной части крыловидной кости. Прикрепляются волокна этого мускула к ветви нижней челюсти вокруг области челюстного сустава, в том числе огибая саму ветвь. Для шипохвоста указывается дорсальное разрастание крыловидного мускула латеральнее наружного аддуктора (Throkmorton, 1978).

1.2.4. Графический анализ действия аддукторов в модели черепа сцинкового геккона. Функции челюстных аддукторов ящериц многократно обсуждались, однако выводы в отношении действия некоторых из них не всегда однозначны. Картина становится более понятной с учётом амфикинетической модели черепа.

Наружный аддуктор, помимо приведения нижней челюсти, имеет сильную ретракционную составляющую в силу его большого наклона. Данная составляющая напрягает верхнюю челюсть навстречу нагрузке, исходящей от силы действия нижней челюсти. Ложновисочный мускул расположен вертикально. Он способен приводить нижнюю челюсть и оказывать на верхнюю челюсть в целом протракционный эффект. Действие крыловидного мускула в кинетической модели наиболее спорно. Он занимает невыгодное с биомеханической точки зрения положение, поскольку не может эффективно осуществлять самостоятельную функциональную роль. Считается (Frazzetta, 1962; Иорданский, 1966), что этот мускул передаёт ретракционное усилие, производимое наружным аддуктором, с нижней челюсти на нёбо и верхнюю челюсть, чем страхуется непрочная на разрыв квадратно-крыловидная связь.

Специфику амфикинетического черепа ящериц как сложного адаптивного комплекса иллюстрирует наш графический анализ действия челюстных аддукторов в кинетической модели сцинкового геккона (Teratoscincus scincus) по методике, разработанной Ф.Я. Дзержинским (1966, 1972) на примере челюстного аппарата птиц (рис. 6).

Основной прием – анализ стадии статического равновесия, когда челюсти неподвижно сжимают зажатый между ними объект (добычу), и оценка последствий его нарушения. Например, для нейтрализации невыгодных деформаций под действием рывков и веса добычи необходимы дополнительные мускульные усилия в сторону одной из челюстей. Произвольные смещения равновесия в пользу верхней или нижней челюсти могут быть связаны с поиском оптимального положения в челюстях зажатой добычи.

Если направление силы мускула, приложенного к нижней челюсти, проходит через точку пересечения линий ab и qx (точка z), то силы действия челюстей F и F' на зажатый объект равны. В случае, когда линия действия мускула отклоняется от точки z окципитально, то преимущество в силе получает верхняя челюсть, а ростральнее – нижняя челюсть. Реально в черепе ящериц при любом наклоне квадратной кости (ось xq) и положении добычи в челюстях (ось aj), от которых зависит перемещение точки z в пространстве, за силу давления верхней челюсти отвечает наружный аддуктор (сила A1), а нижней челюсти – ложновисочный мускул (сила A2). Равновесие достигается суммарным действием обоих аддукторов, результирующая которых (A) из точки пересечения линий их действия должна быть направлена в точку z.

Таким образом, в черепе ящериц для манипуляций с добычей необходимо и достаточно двух дорсальных аддукторов. С точки зрения протракции и ретракции верхней челюсти они являются антагонистами, обеспечивая произвольное смещение равновесия и возможность фиксации зажатой в челюстях добычи небольшого размера.

Анализ челюстного аппарата ящериц можно дополнить подробностью о функциональном антагонизме аддукторов, способных производить разнонаправленные крутящие нагрузки на ветви нижней челюсти. При этом крыловидный мускул совместно с ложновисочным мускулом могут нейтрализовать силу кручения (производимую во время ретракции наружным аддуктором) стержней нижней челюсти вовнутрь. Данная система позволяет поддерживать напряжение, например, во время стригуще-режущего укуса у “агамид”. Их верхнечелюстные зубы при смыкании челюстей оставляют на лабиальной поверхности зубной кости глубокие фасетки стирания.

Рис. 6. Векторный анализ действия челюстных аддукторов в кинетической модели сцинкового геккона (Teratoscincus scincus) в состоянии равновесия (сила давления верхней и нижней челюсти равны). Объяснения см. в тексте.

1.2.5. Независимая стрептостилия и анализ действия аддукторов в модели челюстного аппарата хамелеонов. Экспериментально показано, что у ряда видов ящериц квадратные кости могут двигаться независимо от остальной части максиллярного сегмента. Такие движения отмечены у некоторых агамид, игуанид, ангвид, макротейид, лацертид и др. Как кажется, они ставят под сомнение амфикинетические модели Т. Фраззетты (Frazzetta,1962) и Н.Н. Иорданского (1966).

При обсуждении поднятой проблемы Н.Н. Иорданский (2011) обращает внимание на то, что стрептостилия имеет разный тип функционирования: независимый (связи квадратных и крыловидных костей, образованные связками или рыхлой соединительной тканью, более свободны и допускают поворот квадратных костей вне связи с остальной частью кинетического механизма) и зависимый (квадратные кости изменяют своё положение как звено шарнирного механизма максиллярного сегмента черепа). Анатомические предпосылки возникновения независимой стрептостилии связаны с тем, что квадратные кости во время протракции или ретракции совершают движения более сложные, чем простые маятникообразные. Однако и значительной самостоятельности не происходит, поскольку движения квадратной кости ограничены связями мускульно-связочного аппарата. О том, что зависимая стрептостилия, даже с элементами самостоятельности движений квадратной кости (смешанная стрептостилия) не имеет самостоятельной роли при сжимании челюстей, свидетельствуют упоминавшиеся выше фасетки стирания верхнечелюстных зубов на зубных костях у агамид, которые носят строго вертикальный характер образования, т.е. показывают отсутствие признаков продольных движений нижней челюсти при закрывании рта. В целом смешанная стрептостилия позволяет корректировать суперпозицию озублённых челюстей, а также может быть связана с облегчением выброса языка для анализа среды и захвата добычи.

С точки зрения общего анализа кинетизма черепа у ящериц, интересен случай с хамелеонами, специализация которых привела к формированию независимой стрептостилии, или гиперстрептостилии, и подавлению всех других внутричерепных движений (рис. 7). Тип кинетизма хамелеонов у других ящериц не устанавливается, а значит, является частной адаптацией челюстного аппарата. Забегая вперёд, заметим, что изменения связаны не столько с характером обработки добычи, сколько со способом её захвата, как и в случаях со смешанной стрептостилией.

Для хамелеонов, как известно, отмечается возможность быстрого (за 0,04–0,05 сек., т.е. с невидимой для глаза наблюдателя скоростью) и точного выбрасывания (выстреливания) длинного языка на значительное расстояние (примерно на длину тела) и возвращение его в пасть вместе с прилипшей добычей. Механизм обеспечивается работой модифици-

рованного гиолингвального аппарата, а также сопровождается протракцией нижней челюсти (Altevogt, Altevogt, 1954; Иорданский, 1973; 1990б), что, как отмечалось, обычно при захвате добычи языком. Обратим внимание на то, что точность выбрасывания языка должна быть согласована с минимизацией подвижности основания “пушки”. В качестве её “лафета” выступает не только нижняя челюсть или голова, а всё тело. Фиксации последнего способствуют клешневидные конечности и способный к охвату веток хвост (эти особенности обычно связываются с древолазанием). Для этой же цели значение имеют слабо выраженный шейный отдел и утрата интракраниальной подвижности. Возможно, в фиксации квадратно-мандибулярной системы играет роль мандибулярно-скуловая связка, способная натягиваться во время протракции.

Укорочение крыловидных костей способствует значительной протракции вентрального конца квадратных костей вместе с нижней челюстью. Протрагировать квадратно-мандибулярную систему могут крыловидные мускулы. Опускатель нижней челюсти, волокна которого отходят от квадратной кости, видимо, способен к блокированию квадратно-челюстных суставов и фиксации их во время “выстрела”, а также снижает риск вывиха при внезапном переносе веса добычи с языка на нижнюю челюсть, чему также способствует обширная мандибулярно-скуловая связка и включение в действие дорсальных аддукторов, приводящих нижнюю челюсть в её в исходное положение.

Специфична у хамелеонов и большая высота двух дорсальных аддукторов, которая обеспечивается высокой затылочной областью черепа и усугубляется формированием затылочного “шлема”, при помощи выступающих вверх теменных и чешуйчатых костей. Удлинение волокон дорсальных аддукторов, видимо, связано с возможностью широкого распяливания челюстей при выстреливании и возвращении крупного языка с потенциально крупной добычей.

Изменение принципа работы челюстного аппарата хамелеонов корректирует функции дорсальных аддукторов (рис. 7). В частности, наружный аддуктор и ложновисочный мускул приобретают сходство по всем своим функциям (A1), в том числе по ретракционному воздействию на нижнюю челюсть (R – результат разложения вектора K при реакции на опору). Функцию её протракции (R'), как отмечалось выше, принимает на себя крыловидный мускул (A2), в том числе при сжимании челюстей. Иначе говоря, у хамелеонов аддукторы активно участвуют в протракционно-ретракционном антагонизме квадратно-мандибулярной системы, но не влияют на максиллярный сегмент, как в амфикинетической модели.

Рис. 7. Векторный анализ действия челюстных аддукторов в кинетической модели черепа хамелеона (Chamaeleo sp.) в состоянии равновесия (сила ретракции дорсальных аддукторов и сила протракции крыловидного мускула равны). Объяснения см. в тексте.

1.2.6. Кинетизм и филогенез сквамат. Тема происхождения кинетизма черепа неоднократно обсуждалась Н.Н. Иорданским (1990б, 2011), обобщившим опыт изучения челюстного аппарата разных групп тетрапод. По его мнению, основой внутричерепной подвижности у всех групп современных земноводных является плеврокинетизм, вероятно, унаследованный от рыбных предков тетрапод. Плеврокинетизм был характерен и для примитивных пресмыкающихся. Он предполагает пассивное латеральное отведение щечно-челюстных отделов черепа при захвате челюстями крупной добычи в целях амортизации, т.е. гашения рывков добычи и, таким образом, снижения риска травмирования челюстного аппарата и потерь при захвате подвижной добычи. На основе плеврокинетизма произошло усиление внутричерепной подвижности в филогенетических стволах некоторых тетрапод, в частности, у ящериц, змей и птиц.

Изменения позволили осуществить переход от амортизационной функции кинетизма к его манипуляционным возможностям. Последние возникли вместе с формированием продольных движений элементов черепа и появлением новых зон подвижности, способных активизироваться с формированием наклонных линий действия протракторов и аддукторов. Возникновение таких мускулов сопряжено с началом развития механизмов продольной подвижности нёбно-максиллярной области путём разрыхления связей между мозговой коробкой и элементами дерматокрания. Новые возможности дают черепу ящериц преимущества по сравнению с акинетическим или плеврокинетическим типами.

Формирование поперечных гибких осей в крыше дерматокрания, вероятно, было подготовлено облегчением черепа, в том числе путём его фенестрации. Важное место в этом процессе занимали изменения, сопровождавшиеся фетализацией, т.е. торможением морфогенезов скелетных структур на относительно ранних стадиях. У ящериц, очевидно, на основе этих изменений сформировались рыхлые связи между мозговой коробкой с костями нёба и крыши черепа, а также образовалась характерная для них мягкая (представленная хрящевыми и перепончатыми структурами) ростральная область стенок мозговой коробки. В основе специализированных форм кинетизма лежит также формирование четырёхзвенного механизма, управляемого мускулами протракторами верхней челюсти и аддукторами, которые, кроме приведения нижней челюсти, способны дополнительно протрагировать и ретрагировать верхнюю челюсть. Последние способности, как было показано выше, позволяют не только удерживать зажатую добычу неподвижно, но и смещать её положение в челюстях произвольно.

Все виды манипуляционного кинетизма не сводятся друг к другу в силу разного расположения подвижных зон в крыше черепа, но все они объединяются тем, что в их основе лежит общая подвижность черепа. Здесь можно допустить мысль о том, что разные формы кинетизма могли сначала иметь значение для молоди (их челюстной аппарат не приспособлен для силовой обработки пищи), а затем отбором удерживаться на поздних возрастных стадиях.

Гипотезе взаимосвязи стрептостилии с общей интракраниальной подвижностью противопоставлена точка зрения П. Робинсон (Robinson, 1967), по которой возникновение стрептостилии произошло до появления общей интракраниальной подвижности (монострептостилия). Фактически, кинетизм в этом случае является частной адаптацией, возникшей в результате прогрессивного преобразования черепа ящериц в сторону конструктивного упрощения. Т. Фраззетта (Frazzetta, 1986), рассуждая в этом ключе, связывает утрату у ящериц нижних височных дуг путём редукции квадратноскуловых костей и высвобождения вентрального конца квадратных костей с развитием кинетизма (означенное

освобождение не является необходимым условием развития стрептостилии, как это показывает пример высококинетичного черепа птиц). Подход Робинсон нашёл понимание у ряда исследователей – экспериментаторов (например, Throkmorton, 1976; Throkmorton, Clarke, 1981; Smith, 1980, 1982, Smith, Hylander, 1985).

Гипотеза исходной монострептостилии не согласуется с достижениями морфофункциональных исследований и сочетается с разного рода недостатками анализа. Например, она игнорирует амортизационную функцию и не объясняет наличие мускулов протракторов и значение крыловидного мускула. Последний в такой модели является неэффективным аддуктором, несмотря на его подчас большие размеры. Гипотеза повышения эффективности крыловидного мускула благодаря только монострептостилии, как и гипотезы связи стрептостилии с широким раскрыванием пасти (Smith, 1980) или с заталкиванием добычи внутрь пасти (Robinson, 1967), выглядят умозрительно. Если переход от монострептостилии к интракраниальному кинетизму черепа ясного причинного объяснения не находит, как и связь друг с другом этих видов подвижности, то альтернативная точка зрения о первичности амфикинетизма последовательна и убедительна. Однако она плохо стыкуется с положением, согласно которому ящерицы являются базальными сквамматами, т.е. некоей предковой основой для амфисбен и змей. Возможность адаптации текущей филогенетической парадигмы и данных о кинетизме черепа через гипотезу монострептостилии (Metzger, 2002) спорно (Arnold, 1998; Иорданский, 2011).

В связи с темой соответствия кинетизма черепа и филогенетических конструкций интересны амфисбены. У них, по данным Н.Н. Иорданского (1984, 1990б), установлено отсутствие подвижности как в мезо- , так и метакинетической осях. Ложновисочный мускул, без которого функционирование амфикинетизма представить невозможно, не обособлен. Плохо развит и крыловидный мускул. Эти данные, скорее, свидетельствует о том, что челюстной аппарат амфисбен функционально акинетичен. У некоторых амфисбен имеют место укрупнённые и острые зубы. Для группы также описаны случаи отрыва кусков от доступной им добычи. Указанные факты попадают на почву сомнительности включения обсуждаемой группы сквамат в состав ящериц (Gans, 1978).

У змей мезо- и метакинетической зон подвижности нет, а схема функционирования челюстного аппарата несёт другие подвижные зоны (про- и ринхокинетическая) в крыше черепа, а также выражены независимые продольные движения элементов нёбно-верхнечелюстного комплекса и более сложное развитие челюстных мускулов. Челюстной аппарат змей, именуемый “гиперкинетизм”, нацелен на схватывание, удержание и проглатывание крупной по сравнению с собственными размерами добычи, в отличие от амфикинетизма, облегчающего манипуляцию с лёгкими насекомыми.

В свете гипотез происхождения змей от тех или иных групп ящериц представить переход от амфикинетизма к гиперкинетизму можно только через стадию деспециализации первого (её игнорирование нарушает такое эмпирическое правило как необратимость эволюции). Принятие этой гипотезы равносильно предположению о независимом формировании двух форм кинетизма от неспециализированного состояния. Последнее положение означает возможность происхождения змей, ящериц и, видимо, амфисбен от общего и неспециализированного по типу кинетизма предка.

С нашей точки зрения, такая комплексная и уникально сложная морфофизиологическая адаптация челюстного аппарата как амфикинетизм свидетельствует в пользу монофилетичности ящериц. Случай специализированного отклонения от амфикинетизма в сторону монострептостилии у хамелеонов – специализация по характерному для многих групп ящериц формированию независимой стрептостилии при первоначальном захвате лёгкой добычи языком. Отмеченное отклонение, тем не менее, не приводит к кардинальной перестройке челюстной мускулатуры и потере диагностичности. Не происходит подобных изменений также у ящериц в связи с изменением условий обитания, например, у роющих форм.

1.3. Морфология отдельных элементов черепа

1.3.1. Особенности строения мозговой капсулы. Строение мозговой коробки ящериц характеризуется недоокостенением её передней части и консолидацией задней части, что, очевидно, связано с проявлением амфикинетизма. В первом случае устраняется препятствие для осуществления необходимых деформаций в максиллярном сегменте, особенно в области мезокинетической оси, где размах движений значителен, а во втором создана прочная основа для осуществления этих внутричерепных деформаций. Консолидированная часть мозговой капсулы включает парные переднеушную (os prooticum) и боковую затылочную (os exoccipitale) кости, а также непарные основную затылочную (os basioccipitale) кость, базисфеноид (os basisphenoideum) с отходящими от него рострумом парасфеноида и базиптеригоидными отростками. Для мозговой коробки ящериц характерны так называемые парокципитальные отростки, которые иногда достигают значительной длины. Их основу составляют необычно крупные боковые затылочные кости (рис. 8, *а*). У остальных групп пресмыкающихся значительную часть боковой и окципитальной поверхности мозговой капсулы и основную часть парокципитальных отростков, как правило, формируют заднеушные кости (рис. 8 *б, в*). Таким образом, по размерам заднеушных и боковых затылочных костей можно отметить негомологичность парокципитальных отростков у ящериц и ринхоцефалов, а также обособленное положение ящериц и сквамат в целом от других групп пресмыкающихся.

Для черепа ящериц спорным остаётся наличие заднеушных (os opisthoticum) костей, которые либо редуцируются, либо срастаются полностью с соседними костями. Исключение демонстрирует современный дибам (Dibamus novaeguieneae, Dibamidae). У этой формы парокципитальные отростки не выражены, а заднеушные кости крупные и формируют часть латеральной стенки мозговой капсулы, разъединяя переднеушную и боковую затылочную кости. Они также составляют край овального окна и югулярного отверстия (Rieppel, 1984b). В похожем положении заднеушные кости оказываются в эмбриогенезе остальных ящериц (Bellairs, Kamal, 1981). Однако затем они миниатюризируются и срастаются с костями мозговой капсулы (без сохранения чёткого шва), формируя часть внутренней стенки мозговой капсулы в области внутреннего уха, в строении которого принимают участие (Jollie, 1960). Похожие процессы происходят в эмбриогенезе черепа змей, у которых заднеушные кости оказываются или в латероокципитальном, или дорсоокципитальном положении (Rieppel, 2000b).

Рис. 8. Мозговая коробка тетрапод окципитально (по: Romer, 1956, fig. 53, a; 59 b, c): *а* – ящерица (Varanus sp., Varanidae); *б* – черепаха (Proganochelys quenstedti Baur, 1887, поздний триас Германии), Proganochelidae); *в* – ринхоцефал (Sphenodon punctatus, Sphenodontidae). Обозначения костей: Eo – боковая затылочная, Bo – основная затылочная, Op – заднеушная кость, Soc – верхняя затылочная.

У амфисбен отмечены так называемые “элементы X” (Zangerl, 1944), которые расположены вентроокципитальнее овальных окон практически на месте сфенокципитальных бугорков. У взрослых форм они часто срастаются с костями мозговой капсулы. Происхождение этих костей загадочно. Варианты гомологий по разным авторам приведены К. Гансом (Gans, 1978). Среди них указано, что элементы могут быть одним из окостенений сложного парасфеноида или вторичным окостенением в районе сфенокципитальных эпифизов. Преобразования в эмбриогенезе черепа сквамат мозговой капсулы позволяют нам предположить возможность гомологии “элементов X” с заднеушными костями, которые в мозговой капсуле амфисбен не описаны.

1.3.2. “Роющий” комплекс. Ряд групп сцинкогеккономорф обладает змеевидным телом и одновременно ведёт специализированно роющий образ жизни (Dibamidae, Acontiidae, Pygopodidae, Feyliniidae, Anniellidae). Они также несут целый комплекс общих краниологических признаков: укрупнение затылочного отдела черепа, уменьшение размеров глазниц (рис. 9), сокращение площади мембранной части мозговой коробки, утрата барабанной перепонки, круглого окна, играющего важную роль в передаче звуковых сигналов (связано с выравниванием давления в среднем ухе), и приобретение массивности слуховых костей, формирующих обширное основание. Фактически последние кости становятся структурной частью мозговой коробки. Слуховая область приобретает дегенеративный тип строения, ведущий к потере восприятия большой части частот звукового диапазона. Последний факт позволяет предположить, что отмеченный выше комплекс признаков у роющих ящериц имеет вторичный характер.

Круглые окна отсутствуют также у амфисбен и змей. Гипотеза происхождения этих групп от ящериц предполагает, что предки амфисбен и змей вторично утратили слух наземного типа.

Зрение у змей и амфисбен также носит дегенеративный характер. При этом у змей устанавливается не только упрощенное строение сетчатки глаз, утрата их ресничной мышцы и мышц радужины, но и особый способ аккомодации, который достигается не изменением кривизны хрусталика, как у всех наземных тетрапод, включая ящериц, а его перемещением, как у связанных с водной средой анамний (Carpette et al., 2004).

Рис. 9. Увеличение затылочной части черепа у специализированно роющих ящериц разных групп (по: Rieppel, 1981, fig. 22; 1981, fig. 2b, 1984, fig. 9): *а* – Anniella pulchra (Anniellidae, Anguimorpha), б – Acontias meleagris (Acontiidae, Scincomorpha), *в* – Aprasia striolata (Pygopodidae, Gekkota).

1.3.3. Осевые кости крыши черепа. Первично осевые кости крыши черепа у тетрапод, как и у ящериц, парные, но имеют тенденцию к срастанию друг с другом. В некоторых случаях оба названных состояния могут совпадать с характеристиками таксонов высокого ранга, указывая на достаточно глубокие онтогенетические и морфофункциональные зависимости при формировании этих внешне простых признаков.

Нередкая у ящериц утрата парности осевых костей крыши черепа может быть сопряжена, кроме тенденции на их консолидацию, с амфикинетизмом. Трубчатое строение лобных костей, достигаемое смыканием нисходящих ольфакторных отростков (отмечается у современных Varanidae и Gekkonidae) – форма консолидации при большом размахе движений. Обычная для ящериц непарность теменных костей может быть обусловлена снятием напряжения по линии шва во время действия аддукторов. Непарность носовых костей, напротив, коррелирует с ограничением подвижности в ринальном отделе.

Для ящериц отмечаются редкие случаи разделения носовых костей контактом восходящего отростка верхнечелюстных костей и лобных костей. Данное преобразование свойственно некоторым современным хамелеонам и ископаемым прискагамам.

1.3.4. Теменное отверстие. Обычно теменное отверстие расположено в поле теменной кости и связано структурно с парапинеальным комплексом промежуточного мозга, который участвует в регулировании циркадных и циркодианных циклов. У сцинкогекономорфных ящериц оно, как правило, расположено в удалении от лобно-теменного шва. У игуаний это отверстие, если выражено, то сформировано на линии соединения лобной и теменной костей. Иногда у ящериц впереди теменного отверстия, расположенного в поле теменной кости, сохраняется медиальный шов, который является результатом неполного срастания правой и левой половин теменной кости. Шов может щелевидно раскрываться, как например, у Aprisaurus Alifanov, 2000 или Cyclurasia Alifanov, 2000 (Gilmoreteiidae) из позднего мела Монголии. Эти примеры иллюстрируют возможность вторичного перемещения теменного отверстия на линию лобно-теменного шва, а не наоборот, как иногда принимается. Сочетание непарности лобных костей и положение теменного отверстия на линии лобно-теменного шва – признаки всех игуаний современного типа.

1.3.5. Связь предлобных и заднелобных костей. Примеров связи предлобных и заднелобных костей нет у игуаний, в отличие от некоторых сцинкогекономорф, у которых она нередко выражена над небольшими по размерам орбитами. Утрата указанной связи обычно сопровождается включением лобных костей в обрамление глазниц, что фактически является признаком укрупнения последних. Диаметр глазниц максимально увеличен у сумеречных форм (напр., Gekkonidae s.l.), а минимален у специализированно роющих форм (рис. 9).

1.3.6. Гомология надглазничных костей. Укрупнённые глаза у ящериц обычно имеют защиту сверху надглазничными остеодермами (Anguidae, Scincidae, Gekkonidae s.l., и др.), плотными складками кожи, иногда поддерживаемыми костными выростами (некоторые Agamidae s.str., Iguanidae s.l.) на предлобных и заглазничных костях. Интересен случай крупных надглазничных костей (os supraorbitale), которые у современных Varanidae и Xenosauridae s.l. (рис. 10, *а*, *б*) расположены в антеродорсальной области глазниц и прикреплены к предлобным костям с помощью рыхлого синдесмоза. Надглазничные кости нами обнаружены в рудиментированном состоянии у желтопузика (Pseudopus apodus) и веретеницы (Anguis fragilis) под слоем надглазничных остеодерм в положении, близком к положению у варанов (Алифанов, 2000). Рудиментарные надглазничные кости установлены у безухого варана (Lanthanotus) с помощью компьютерного томографа (Maisano et al., 2002). В последнем случае удалось показать, что, в отличие от изолированных головных остеодерм, лежащих в дерме, надглазничные кости примыкают к предлобным костям. Эти данные согласуются с предложением признать наличие надглазничных костей признаком, общим для всех ангвиморф (Estes и др., 1988).

Надглазничные кости отмечаются у птицетазовых динозавров. При этом у последних обнаруживают несколько таких костей с каждой стороны черепа. Иногда они нависают над глазницами, а некоторые инкорпорированы в орбитальный край. Гомология надглазничных костей у динозавров не раз обсуждалась в литературе, но остаётся спорной до сих пор. У. Кумбс (Coombs, 1972) при обсуждении этой проблемы предположил, что первоначальное состояние связано с нависающим положением над глазницей единственной надглазничной кости, как это выражено у Lesothosaurus Galton, 1978 (Lesothosauridae) из ранней юры Африки. Такой же тип строения обнаружен у Psittacosauridae, Protoceratopidae, Hypsilophodontidae, Iguanodontidae и др. Однако положение осложняют случаи, когда надглазничных элементов несколько. Существуют работы (Barrett et al., 2005; Maidment, Porro, 2010), в которых надглазничными костями называют внешние по отношению к черепу элементы, а встроенные в орбитальный край дополнительные элементы считаются костями верхнего века (“palpebral”). Последнее название ранее использовалось в качестве синонима надглазничных костей (Romer, 1956, с. 427).

Интересны также альтернативные предположения гомологии надглазничных костей. Например, о том, что среди них могут присутствовать заднелобные кости, которые у птицетазовых динозавров нередко редуцированы (Gilmore, 1914). Однако чаще всего и умозрительно считается, что надглазничные кости являются образованием остеодермального происхождения (Romer, 1956; Estes et al., 1988; Maryańska, Osmólska, 1974; Sereno, 2000).

Рис. 10. Надглазничные кости у ящериц (*а, б*) и динозавров (*в, г*): *а* – околоорбитальный фрагмент черепа (вид сверху) Varanus griseus (Varanidae), *б* – череп (вид сверху) Xenosaurus grandis (Xenosauridae); *в* – реконструкция черепа (вид сбоку) Agilisaurus louderbacki Peng, 1990 (Hypsilophodontidae) из средней юры Китая (по: Barret et al., 2005, fig. 3 b), *г* – реконструкция черепа (вид сбоку) Prenocephale prenes Maryańska et Osmólska, 1974 (Pachycephalosauridae) из позднего мела Монголии (по: Maryańska, Osmólska, 1974, рис. 1, C2). Обозначения: So – надглазничная кость, Prf 1 – внутренняя предлобная кость, So 1 (Prf 2) – надглазничная кость, гомологичная закладке внешней предлобной кости, So 2 (Pf) – надглазничная кость, гомологичная закладке заднелобной кости.

В указанной связи интерес представляют свойственные птицетазовым динозаврам необычные дополнительные окостенения, неизвестные у других групп наземных тетрапод. Из подобных структур лучше других известна предзубная кость (os predentale) на нижней челюсти, поскольку её наличие – основная диагностическая особенность всех птицетазовых динозавров. Обычно для этой кости также предполагается остеодермальный генезис. Однако существуют другие окостенения, для объяснения происхождения которых остеодермальная гипотеза не подходит. Например, она не может быть принята в отношении серии костей “X” в межорбитальной костной перегородке у пахицефалозавров (Maryanska, Osmolska, 1974).

Прототипы других необычных окостенений у динозавров можно найти у позвоночных более низкой ступени организации. В частности, упоминавшаяся выше предзубная кость может оказаться производной от os mentomandibulare (переднее окостенение меккелева хряща) кистепёрых рыб. Похожее объяснение возможно для ростральной кости рогатых динозавров (os rostrale), которая, не исключено, гомологична передней ростральной (os rostrale anterior) кости. У молодой особи Pinacosaurus grangeri Gilmore, 1933 обнаружено окостенение, напоминающее межлобную кость (os interfrontale) некоторых лабиринтодонтов (Maryanska, 1971).

К пониманию гомологии надглазничных костей ящериц можно приблизиться через данные о строении костей орбитального края у птицетазовых динозавров (Ornithischia) тех групп, у которых примеров проявления остеодерм головы и туловища нет, как например, у орнитопод (Ornithopoda), что позволяет достоверно отличить окостенения черепа от вторичных окостенений дермального генезиса. Две (передняя и задняя) надглазничные кости отмечены, например, у Agilisaurus louderbacki Peng, 1990 (Hypsilophodontidae) из средней юры Китая (Barrett et al., 2005), Mantellisaurus atherfieldensis Hooley, 1925 (Iguanodontidae) из раннего мела Европы (Norman, 1980), некоторых форм Ceratopidae (Sampson, 1995) из позднего мела Северной Америки и у Saurolophus angustirostris Rozhdestvensky, 1952 (Hadrosauridae) из позднего мела Монголии (Maryańska, Osmólska, 1981).

В отношении передней надглазничной кости интересна находка черепа пахицефалозавра Prenocephale prenes Maryańska et Osmólska, 1974 (Pachycephalosauridae) из позднего мела Монголии. Как и у всех пахицефалозавров, обсуждаемые кости не нависают над глазницами (рис. 10, *в*), а встроены в орбитальный край (рис. 10, *г*). При этом у единственного образца названной монгольской формы, с одной стороны, они самостоятельны, тогда как с другой – имеют неполное срастание с собственно предлобными костями (обычно такое происходит с близкими по происхождению элементами). Данные факты допускают гомологизацию передних надглазничных костей в качестве дополнительной закладки предлобных костей. Задние надглазничные кости, скорее всего, гомологичны заднелобным костям, на месте которых они расположены

Гипотезе интерпретации передних надглазничных костей как дополнительных закладок предлобных костей соответствуют данные о костях текто-супраорбитальной серии у кистепёрых рыб (os tectale posterior и os supraorbitale), которые нередко сливаются в единый элемент (os tectosupraorbitale), указываемый в качестве гомолога предлобной кости тетрапод (Воробьёва, 1977).

1.3.7. Типы строения чешуйчатых костей. Типология чешуйчатых костей имеет важное классификационное значение. У Iguania окципитальный отросток этих костей уплощён и формирует широкий медиальный отворот (*игуаниевый тип*; рис. 11, *а*). У Scincogekkonomorpha обычно кости несут вентральный изгиб (*сцинкогеккономорфный тип;* рис. 11, *б, в*). Различие формы строения чешуйчатых костей указывают на две тенденции в формировании височных дуг у ящериц. Одна из них характерна для современных игуаний. Она часто связана с укорочением предглазничной части и расширением затылочного отдела черепа, выгодных для силового сжатия. Другой тип определяет продольное вытягивание затылочной части черепа, объяснимое с точки зрения увеличения наклона результирующей наружного аддуктора. Это преобразование понятно в биомеханическом контексте, поскольку выгодно для выноса силы действия наружного аддуктора на концы челюстей, что можно увязать с ростом манипуляционного кинетизма. Последней тенденции соответствует также удлинение мозговой коробки, в том числе с помощью развития вытянутых рострально алярных отростков переднеушных костей, которые обычно коротки у современных игуаний.

Различия формы чешуйчатых костей у ящериц теоретически могут быть связаны с разным местом формирования у них височных окон. Например, у некоторых сцинкогеккономорф небольшие окна расположены на шве между теменной, заглазничной и заднелобной костями без включения в их обрамление чешуйчатых костей (рис. 3, *б*). В отличие от сцинкогеккономорф, у игуаний, не исключено, верхние височные окна формировались с изначальным участием в их обрамлении чешуйчатых костей, что обусловило медиальное расширение последних.

1.3.8. Проблема гомологии заднелобных костей. С точки зрения проблем гомологии некоторых костей черепа, интерес представляют также и заднелобные кости ящериц. Нами (Алифанов, 2000) высказывалась гипотеза о том, что они могут быть продуктом слияния собственно заднелобных и утраченных в процессе эволюции межвисочных (отмечены у некоторых архаичных наземных тетрапод) костей или являться гомологами межвисочных костей. Гипотеза также объясняет причину необычного для тетрапод окципитального разрастания заднелобных костей у некоторых сцинкогеккономорф (рис. 11, *в*). Поводом для подобных предположений стала попытка объяснить происхождение надглазничных костей ангвиморф. В результате была предложена гипотеза, видимо, ошибочная (см. раздел 1.3.6), о гомологии последних с заднелобными костями. Однако гомология заднелобных и межвисочных костей у сцинкогеккономорф теоретически возможна, но требует подтверждения эмбриологическими или палеонтологическими данными, которых пока нет.

Интересно, что у современных игуаний развита тенденция к редукции заднелобных костей (рис. 11, *а*), которые в редких случаях сохраняются в виде тонких бумерангообразных элементов у заднелатерального края лобных костей в связи с разрастанием медиального отростка заглазничных костей. При этом заглазничные кости формируют латерально опору на скуловую кость. У сцинкогеккономорф она выражена слабее или иногда не выражена, как у варанид или гекконид.

Рис. 11. Кости височных дуг ящериц: *а* – кавказская агама (Laudakia caucasica, Agamidae), *б* – серый варан (Varanus griseus, Varanidae), *в* – зелёная ящерица (Lacera viridis, Lacertidae). Обозначения костей: F – лобная, J – скуловая, P – теменная, Po – заглазничная, Pf – заднелобная, Sq – чешуйчатая, It – межвисочная, So – надглазничная, St – надвисочная.

1.3.9. Фенестрация и типология нёбного комплекса. К преобразованиям, облегчающим череп, относится не только фенестрация височно-скуловой части крыши черепа, но и фенестрация нёбного комплекса путём образования инфраорбитальных окон (рис. 12, 13). Типология последнего исключительно перспективна для классификации ящериц, поскольку некоторые варианты широко представлены и чётко характеризуют филогенетические линии крупных таксонов, повторяясь в целом у ящериц в соответствии с числом этих таксонов, о чём речь будет идти также в следующей главе. Разнообразие форм фенестрации нёба, включая безоконное (*проплатинотопалатинарность*; рис. 12, *а*) состояние (отмечается у некоторых современных Xantusiidae и ископаемых Gilmoreteiidae), говорит о том, что данные преобразования у ящериц происходили многократно в составе их разных групп.

Для ящериц можно отметить два основных варианта строения нёбного комплекса, которые мы назвали *“платинотопалатинарность”* (рис. 12, *б*, 13, *б*) и *“диплоглоссопалатинарность”* (рис. 12, *в*, 13, *е*) от близкородственных таксонов Platynota и Diploglossa (Anguimorpha).

Для первого типа характерно образование инфраорбитальных окон с сохранением связи латеральных отростков наружной крыловидной и нёбной костей (рис. 12, *б*; 13, *б*) и без участия в их составе верхнечелюстных костей. Для второго типа характерно вхождение в состав инфраорбитальных окон верхнечелюстной кости (рис. 12, *в*; 13, *е*), сопровождающееся дополнительным преобразованием: налеганием на дорсальную поверхность её супрадентального гребня медиальных отростков нёбных и наружных крыловидных костей, иногда с сохранением взаимной связи. Последняя особенность указывает на возможность того, что такой тип взаиморасположения костей сложился до формирования суборбитальных окон, т.е. до возникновения собственно диплоглоссопалатинарности. Диплоглоссопалатинарность следует отличать от *постплатинотопалатинарности* (рис. 13, *в*), для которой характерно размыкание латеральных отростков нёбных и наружных крыловидных костей медиальнее супрадентального гребня верхнечелюстных костей (свойственно некоторым Gekkonidae s.l. и Xantusiidae). Этот вариант является вторичным преобразованием от платинотопалатинарного состояния. Диплоглоссопалатинарности может предшествовать стадия *продиплогоссопалатинарности* (рис. 13, *д*), которая иногда отмечается у ископаемых форм. Нефенестрированная продиплоглоссопалатинарность (рис. 13, *г*) – теоретическая реконструкция.

Платиното- и диплоглоссопалатинарность прямо не связаны друг с другом, поскольку они – стадии параллельных семогенетических линий (рис. 13, *а–в*, 13, *г–е*).

Рис. 12. Основные типы нёба у ящериц: проплатинотопалатинарный (*а*), платинотопалатинарный (*б*), диплоглоссопалатинарный (*в*): *а* – череп Lepidophima flavimaculatum (Xantusiidae) вентрально, *б* – то же Varanus griseus (Varanidae), *в* – то же Lacerta agilis (Lacertidae). Обозначения: Ept – наружная крыловидная кость, Fso – суборбитальное окно, Pl – нёбная кость, Pt – крыловидная кость V – сошник.

Рис. 13. Направления преобразований нёбного комплекса у ящериц: *а* – проплатинотопалатинарность, *б* – платинотопалатинарность, *в* – постплатинотопалатинарность, *г* – продиплоглоссопалатинарность, *д* – фенестрированная продиплоглоссопалатинарность, *е* – диплоглоссопалатинарность.

1.4. Нижняя челюсть

1.4.1. Конструктивные особенности нижней челюсти. Ранее нами неоднократно отмечалось (Алифанов, 2000, 2012б), что при построениях филогенетических гипотез недооцененным и практически неиспользуемым ресурсом признаков для ящериц остаётся их нижняя челюсть.

Ветвь нижней челюсти ящериц интересна с биомеханической точки зрения. В этом аспекте она может быть представлена в виде сжатого с боков стержня, сформированного из трёх групп костей, с различной функциональной спецификой (Алифанов, 2000). В постдентальный блок входят обычно срастающиеся друг с другом сочленовная, предсочленовная и надугловая кости. К нему прикрепляется значительная масса мускульных волокон челюстных аддукторов. Основу второго функционального блока формирует зубная кость. В единый блок с ней может входить пластинчатая кость, которая превращает ростральную часть ветви нижней челюсти в замкнутую структуру для распределения нагрузок по поперечному контуру. Связь двух блоков укрепляет серия костей с промежуточным положением (венечная, угловая, иногда пластинчатая кости; рис. 14).

Особая роль в третьей группе принадлежит венечной кости. С её высоким дорсальным отростком соединяется обширный венечный апоневроз, принимающий на себя значительную часть волокон наружного аддуктора. Высокий венечный отросток придаёт наклонную ориентацию результирующей действия последнего мускула для поддержания им необходимой силы ретракции (Иорданский, 1971). Одновременно это предъявляет повышенное требование к укреплению самих костей на нижней челюсти. Такое укрепление происходит путем увеличения площади контактирующих поверхностей, в том числе с помощью крупного лабиального отростка и (или) распространения на латеральную поверхность его дорсального отростка короноидного отростка зубных костей. Венечные кости всегда имеют ростромедиальный и медиоокципитальный отростки (рис. 14, *б, в*).

При интерпретации конкретных изменений весьма важно учитывать направление нагрузок, производимых аддукторами. Приложенные к разным зонам нижней челюсти, они способны не только вызывать её аддукцию, ретракцию и протракцию, но также производить крутящие напряжения подвижных друг относительно друга правой и левой ветвей. Реальность крутящих нагрузок подтверждается их использованием в процессе становления ножницеобразно режущего укуса у агамид, определяющего, как отмечалось выше, формирование фасеток стирания на лабиальной поверхности верхнего края зубных костей от соприкосновения с лингвальными поверхностями верхнечелюстных зубов. Поперечные составляющие мускульных сил аддукторов сопровождают характерную для современных варанов и ядозубов *стрептогнатию* – подвижность, возникающую между зубными костями и постдентальным блоком костей нижней челюсти в горизонтальной плоскости. Стрептогнатия усиливает амортизационные возможности кинетического челюстного аппарата при рывках сильной позвоночной добычи. На примере варана (Varanus salvator) мы видели связку, которая занимает положение между дорсоокципитальным краем зубной кости и передним концом лабиального отростка венечной кости и способна препятствовать вертикальному смещению двух блоков друг относительно друга.

Коррелятивный характер конкретных изменений в зоне контактов двух нижнечелюстных блоков в нестрептогнатичных нижних челюстях можно показать следующими примерами. Развитие длинного ангулярного отростка зубных костей создаёт предпосылки для редукции пластинчатых костей, вслед за чем обычно следует смыкание краёв зубных костей вокруг меккелева желобка с образованием замкнутого канала (рис. 14, *б*). У агамид и хамелеонид редукция пластинчатых костей компенсируется вытягиванием угловых костей вперед по нижней лингвальной поверхности зубных костей, а также разрастанием заднего края зубных костей окципитально (рис. 14, *в*).

1.4.2. Типологические состояния. К наиболее интересным особенностям нижней челюсти ящериц относится задний край зубных костей, на котором расположены три отростка: короноидный, ангулярный и супраангулярный (Roček, 1984). У современных форм все они развиты в разной степени (рис. 15). Величину окципитального разрастания ангулярного и супраангулярного отростков можно оценить по отношению к центру венечных костей или к переднему супраангулярному отверстию, расположенному обычно на уровне заднего края дорсального отростка этих же костей. Значение имеет наличие лабиального отростка венечных костей. Учёт всех деталей позволяет выделить следующие основные типы строения нижней челюсти у ящериц.

Рис. 14. Венечная и угловая кости, как элементы, связывающие зубной и постдентальный блоки ветви нижней челюсти: *а* – прыткая ящерица (Lacerta agilis, Lacertidae), *б* – килехвостая игуана (Tropidurus torquatus, Tropiduridae), *в* – кавказская агама (Laudakia caucasica, Agamidae). Обозначения: A – угловая кость, C – венечная кость, D – зубная кость, Fsa – переднее супраангулярное отверстие, Pa – ангулярный отросток, Pc – короноидный отросток, Pl – лабиальный отросток, Pod – постдентальный блок, Psa – супраангулярный отросток, Spl – пластинчатая кость.

Ангвиморфный тип (рис. 15, *а*; 16, *а, б)*. Зубные кости короткие, за центр венечной кости или переднего супраангулярного отверстия обычно не распространяются. На зубных костях выражены все три отростка. Лабиальный отросток венечных костей лежит дорсальнее зубной кости в пространстве между её короноидным и супраангулярным отростками. Варианты типа связаны с наличием или отсутствием глубокой вырезки между ангулярным или супраангулярным отростками.

Сцинкоморфный тип (рис. 15, *б*; 16, *в, г*). Супраангулярный отросток зубной кости короткий или отсутствует. Ангулярный отросток широкий в основании и часто удлинён. Короноидный отросток зубной кости, когда он выражен, налегает сверху на латеральную поверхность дорсального отростка венечной кости и на лабиальный отросток этой кости.

Лацерто-геккотовый тип (рис. 14, *а*; 15, *в*, 16, *д, е*). Характеризуется отсутствием короноидного отростка, крупным супраангулярным и ангулярным отростком зубных костей. Последний обычно пересекает уровень переднего супраангулярного отверстия. Венечные кости несут крупный лабиальный отросток, налегающий на лабиальную поверхность зубной кости. Вариантами типа является наличие или отсутствие глубокой вырезки между ангулярным или супраангулярным отростками.

Рис. 15. Отростки зубных и венечных костей у ящериц: *а* – ксенозавр (Xenosaurus grandis, Xenosauridae), *б* – лепидофима (Lepidophyma flavimaculatus, Xantusiidae), *в* – геккон токи (Gekko gecko, Gekkonidae s.l.), *г* – кавказская агама (Laudakia caucasica, Agamidae). Обозначения: A – угловая кость, C – венечная кость, D – зубная кость, Fsa – переднее супраангулярное отверстие, Pa – ангулярный отросток, Pc – короноидный отросток, Pl – лабиальный отросток, Psa – супраангулярный отросток.

Мозазавро-тейюморфный тип (рис. 16, *ж–и)*. Зубные кости короткие. Их короноидный отросток не выражен. Ангулярный и супраангулярный отростки этих костей обычно разделены глубокой вырезкой. Варианты предполагают наличие (тейюморфы) или отсутствие (мозазавры) лабиального отростка венечных костей.

Игуаноморфный тип (рис. 16, *к, л)*. Характеризуется окципитальным удлинением ангулярного отростка, что сопряжено с тубулярностью зубной кости. Можно отметить три основных варианта типа, которые отличны друг от друга по степени удлинения супраангулярного отростка: *укороченный* (он короче ангулярного, обычно уровня переднего супраангулярного отверстия не пересекает), *нормальный* (по длине примерно равен ангулярному отростку) и *удлинённый* (значительно длиннее ангулярного, часто широкий в основании). Супраангулярный отросток распространяется всегда ниже переднего супраангулярного отростка. Варианты различаются также глубиной вырезки, между супраагулярным и ангулярным отростками, которая в удлинённом типе выражена слабо. Форма лабиального отростка венечных костей, когда он выражен, бывает различной.

Агамо-хамелеоновый тип (рис. 14, *г*; 16, *м–о*). Определяется по положению супраангулярного отростка зубных костей дорсальнее переднего супраангулярного отверстия. Для типа можно выделить два варианта: отсутствие короноидного отростка зубных костей (иногда сопровождается развитием лабиального отростка венечных костей; его нет у “хамелеонов”) и развитие небольшого или высокого короноидного отростка (“агамы”) в сочетании с отсутствием лабиального отростка венечных костей.

1.5. Зубная система

1.5.1. Из истории изучения. Зубной системе ящериц уделяли внимание Ж. Кювье (Cuvier, 1835), Р. Оуэн (Owen, 1840-1845), Э. Коп (Cope, 1864), Ф. Зибенрок (Siebenrock, 1892, 1895). Существенное влияние на развитие некоторых направлений её изучения оказал Ч. Кэмп (Camp, 1923). Среди большого числа современных работ, прямо или попутно обсуждающих строение зубной системы пресмыкающихся, включая ящериц, особое место занимает монография А.Г. Эдмунда (Edmund, 1960), посвящённая, главным образом, проблеме сменности зубов. В русскоязычной литературе важным источником сведений является сводка Э.И. Воробьёвой и Т.Ю. Чугуновой (1995), в которой приведены интересные факты по питанию и морфологии, а также обсуждены основные проблемы, связанные с изучением зубной системы многих современных видов ящериц. Они касаются таких направлений, как описательно-морфологическое, морфо-функциональное, эмбриологическое, микроструктурное, и др.

С нашей точки зрения, ключевой и до конца нерешённой является проблема типологии прикрепления зубов.

Рис. 16. Типы строения нижней челюсти ящериц: *а, б* – ангвиморфный (*а* – Varanus griseus, Varanidae; *б* – Anguis fragilis, Anguidae); *в, г* – сцинкоморфный (*в* – Eumeces schreideri, Scincidae; *г* – Acontias meleagris, Acontiidae); *д, е* – лацерто-геккотовый (*д* – Nessia layardi, Feyliniidae; *е* – Gekko japonicus, Gekkonidae); *ж–и* – мозазавро-тейюморфный (*ж* – Ameiva sp., Tupinambidae; *з* – †Paravaranus angustifrons Borsuk-Bialynicka, 1984, Paravaranidae; *и* – †Platecarpus tympaniticus Cope, 1869, Mosasauridae), *к, л* – игуаноморфный (*к* – Tropidurus torquatus, Tropiduridae; *л* – Sauromalus obsus, Iguanidae); *м–о* – агамо-хамелеоновый (*м* – Chamaeleo sp., Chamaeleonidae; *н* – †Priscagama gobiensis Borsuk-Bialynicka et Moody, 1984, Priscagamidae; *о* – Uromastyx aegiptia, Uromastycidae). Обозначения: Spl – пластинчатая кость; остальные как на рис. 15.

1.5.2. Рост, развитие и замещение. Челюстные зубы ящериц по общему плану строения типичны для большинства тетрапод. Они имеют дентиновую основу, внутреннюю пульпарную полость и наружный эмалевый покров. У ящериц зубы часто представляют собой конусовидные образования, которые иногда разделяют на верхушечную (т.е. выходящую за край челюстной кости) и базальную (т.е. расположенную ниже челюстного края) части. Эмаль (высокоминерализованная бесклеточная ткань) у ящериц обычно тонкая и однородно фиброзная. Однако близ вершин зубов она часто утолщена и может формировать складчатую поверхность. У некоторых форм (Uromastyx: Cooper, Poole, 1973) в эмали обнаруживается призматическая структура, как у млекопитающих. Дентин образуется из мезенхимы и пересечён трубчатыми полостями. У основания зубов обычно скапливаются отложения цемента. Иногда они играют важную роль в прикреплении зубов, поскольку приводят к формированию ячеистого строения области прикрепления оснований зубов на челюстной кости, как у некоторых ископаемых Mosasauridae или современных Tupinambidae.

Прикрепление зубов к челюстной кости у ящериц осуществляется путём синостоза, т.е. с помощью окостеневающей соединительной ткани. Форма и число зубов значительно варьируют. По строению они могут быть однородными (изодонтными) или неоднородными (анизодонтными), в том числе по высоте. В последнем случае зубы увеличены в размерах в ростральной, средней и задней частях ряда. Увеличение может одновременно происходить рострально и окципитально. Обычно также расширение верхушечной части, но отмечены случаи расширения основания. В редких случаях оно имеет отчётливую поперечную (ископаемые Polyglyphanoodontidae, Adamisauridae) или продольную (Agamidae, Uromastycidae) ориентацию. Известно о приобретении зубами лопатковидной формы с коротким (Uromatycidae) или длинным “черенком” (ископаемые Isodontosauridae). Иногда у ящериц развивается гетеродонтия, с выделением отчётливых по размеру, форме и прикреплению серий зубов. Лучше всего она развита у современных Agamidae.

Рост, развитие и замещение зубов у ящериц – многократно повторяемый процесс. К моменту вылупления из яйца часть из них (пренатальная серия) уже сформирована. Количество зубов в постнатальный период меняется в сторону увеличения. После закладки новый зуб движется к наружному краю зубной пластинки, соединяясь с медиальной поверхностью челюстной кости. Он может оказаться также или у основания действующего зуба (*игуанидный* тип), или в промежутке между основаниями соседних зубов (*варанидный*, или *интерстициальный* тип). Последний тип сменности чётко выражен у платинот (у архаичных форм хамелеоморфных ящериц таксона Priscagamia также обнаружены признаки интерстициальной смены: Borsuk-Białynicka, 1996).

При смене старые зубы часто разрушаются (резорбируются) у основания (процесс обычно начинается вокруг так называемой ямки резорбции). При этом челюсти покидает только верхушечная часть зуба. У платинот (вараниды, ядозубы и их родственники) резорбция происходит вокруг периметра основания, в результате чего старый зуб вываливается практически целиком. Активность замещения с возрастом падает. Она также может быть ограничена в постнатальный период полностью (Chamaeleonidae, Agamidae, Uromastycidae).

1.5.3. Текущая типология прикрепления зубов. Типология прикрепления зубов описывает варианты их связи с челюстными костями без учёта особенностей строения или сменности. В сравнении с текодонтностью пресмыкающихся, при которой основания зубов расположены между высокими лингвальными и лабиальными зубными гребнями челюстных костей и разделены костной или цементной перемычкой (рис. 17, *а*), у ящериц лингвальный зубной гребень отсутствует. Такой тип прикрепления получил название “плевродонтность”, или “*плевродонтия*” (рис. 17, *б*).

Традиционная типологическая картина предусматривает существование верхушечного типа прикрепления, называемого *“акродонтностью” или “акродонтией”*. Интересно, что строгого определения данного типа в ранних работах найти нельзя, поскольку для исследователей долгое время исчерпывающим был сам термин, который несёт смысловую нагрузку. Считается, что классическими носителями акродонтных зубов являются современные “агамы” и “хамелеоны”, зубы которых прирастают к несущим костям без возможности смены. У “агам” (но не у ‘хамелеонов”) зубная система дополняется серией крупных передних и нередко сменяемых плевродонтных зубов (“клыков”). Сходное гетеродонтное строение имеет зубная система у гаттерии (Sphenodon punctatus) и у других, ископаемых ринхоцефалов семейства Sphenodontidae. Последняя группа известна с юрского времени, что является формальным основанием для поддержания гипотезы древности формирования акродонтии.

1.5.4. Подтипы плевродонтии. В практике морфологических и палеонтологических исследований разнообразие деталей плевродонтного типа обусловило возникновение большого количества дополнительных терминов (гиперплевродонтия, гиперакродонтия, субакродонтия, субплевродонтия, псевдотекодонтия, субтекодонтия, плевроакродонтия и т.д.), введённых часто без формальных определений и, как уже говорилось, при игнорировании основного свойства типологии прикрепления, которое не должно учитывать особенности роста и морфологии самих зубов. Иногда термины подразумевают и описывают промежуточность основных типологических состояний.

Рис. 17. Принятая типология прикрепления зубов у тетрапод и пресмыкающихся по поперечным срезам зубной кости (*а* – текодонтия, *б* – плевродонтия, *в* – теоретическая акродонтия; по: Ромер, Парсонс, 1999, рис. 234, в) и прикрепление зубов у современного носителя акродонтии (*г*) – Laudakia caucasicus (Agamidae). Обозначения: Ca – альвеолярный канал, Cla – зубной гребень, Cli – лингвальный гребень, Cm – меккелев канал, Csd – субдентальный гребень, D – зубная кость, Dn – зуб, Spl – пластинчатая кость.

С нашей точки зрения, некоторые из терминов оказываются удобными для характеристики зубной системы ящериц как вариантов плевродонтии. В качестве таковых могут быть рассмотрены те из них, которые можно определить через существенные параметры нижней челюсти, а именно, через линейные размеры субдентального и зубного гребней. Например, *гиперплевродонтия* может быть связана с заметным преобладанием размеров зубного гребня (H) над субдентальным (L) – H>>L. В то же время, существенные размеры зубного гребня по сравнению с субдентальным (L>>H) соответствуют типу, обычно называемому “*субплевродонтия*”. Последний отмечен у современных макротейид, вараноидных ящериц и у целого ряда ископаемых групп. Предложенная нами промежуточная модификация – *эуплевродонтия* (L≈H) – на практике также может иметь место. В реальности эуплевродонтные зубы часто сочетаются с другими типами, тогда как гиперплевродонтия и субплевродонтия в одном зубном ряду обычно не формируются. В итоге нам удаётся выделить и охарактеризовать основные (в содержательном смысле) типологические варианты прикрепления зубов (рис. 18) в рамках одного семогенетического (трансформационного) ряда.

1.5.5. “Акродонтия” и ложные агамы. Представление о верхушечности положения зуба при акродонтном типе не допускает однозначного трактования. Например, можно предположить, что зубы формируются на торцевой части зубной кости в целом (рис. 17, *в*), т.е. на дорсальном крае субдентального (или супрадентального гребня на верхнечелюстных костях) гребня. На практике у “агам” или “хамелеонов, которые считаются носителями акродонтного типа, прикрепление зубов имеет иной характер.

Комментируя термин “акродонтия”, Ч. Кэмп (Camp, 1923) подчеркивал её вторичность по отношению к плевродонтии. А. Ромер (Romer, 1956) в акродонтии видел результат “миграции” зубов к краю высокого зубного гребня. Особый подход на типологию зубной системы ящериц сформулировали Р. Эстес и др. (Estes et al, 1988), предложившие считать акродонтию трансформационным вариантом плевродонтии. Однако многие современные авторы предпочитают придерживаться закреплённого в учебниках традиционного представления, при котором акродонтия равнозначна другим типам прикрепления: текодонтии и плевродонтии.

Двусмысленность содержания термина “акродонтия”, о чём говорилось выше, связана с теоретической идеализацией, сложившейся на этапе формирования основного понятийного аппарата тетрапод в одонтологии. Сыграло роль и некритическое отношение к термину “акродонтия”, которое выразилось в поисках связи соответствующего ему типа прикрепления с некоторыми сопутствующими признаками у её современных носителей (Cooper et al., 1970). Некоторые из них подаются даже неотъемлемым свойством акродонтии (Gao, Fox, 1996). К их числу, прежде всего, относится утрата сменности. Для агамид, как отмечалось, гетеродонтия в виде трех отчетливых морфологических серий, иногда называемых по аналогии с зубами млекопитающих “клыками” (закладываются рострально и нередко сохраняют сменность), “предкоренными” (закладываются на ранних стадиях онтогенеза и являются в среднем наиболее мелкими) и “коренными” (закладываются по одному на окципитальном крае зубного ряда по мере увеличения общих индивидуальных размеров) зубами.

Рис. 18. Варианты плевродонтии, определяемые по соотношению размеров ограничивающих основание зубов гребней на поперечных срезах зубных костей: *а* – субплевродонтия, *б* – эуплевродонтия, *в* – гиперплевродонтия. Обозначения как на рис. 17.

Представлениям об уникальности “акродонтии” у ящериц противоречит точка зрения П. Робинсон (Robinson, 1976), которая допускала многократное возникновение этого типа, имея в виду зубную систему ринхоцефалов и современных “агамид”. Добавим, что среди ящериц гетеродонтия как у Agamidae, имела место и у центральноазиатских позднемеловых ящериц семейства Priscagamidae (Priscagamia, Chamaeleomorpha).

Нами проблема “акродонтии” обсуждалась ранее (Алифанов, 1996, 2000, 2012б, 2013). При этом подчёркивалось, что в реальности у агамид и хамелеонид зубы гиперплевродонтные по прикреплению, т.е. зубной гребень высокий (рис. 17, *г;* 18, *в*). Последнее приводит к заключению об излишности введения термина “акродонтия” для описания прикрепления зубов у ящериц (и, видимо, тетрапод в целом), вытекающее из исследований современных и ископаемых групп. С отсутствием связи обсуждаемого термина и типологии прикрепления соглашаются и другие авторы (Smirina, Ananjeva, 2007).

Привлечение нетипологических признаков для характеристики “акродонтии” не только производит формальную подмену основного значения термина, но и создаёт почву для других неверных интерпретаций и выводов. Например, признание акродонтии в рамках типологии прикрепления допускает теоретическую древность происхождения обсуждаемого состояния, которое иногда пытаются проиллюстрировать на практике с помощью палеонтологических находок. В качестве ранних агамообразных ящериц обычно принимаются сфенодонтиды плохой или неполной сохранности. Последним таким случаем является описание по фрагментам челюстей с зубами Bharatagama rebbanensis из нижнемеловой формации кота в Индии (Evans et al., 2002). Интерес представляет также находка ‘Tikiguania estesi’ из позднего триаса Индии (Datta, Ray, 2006). Удивительное сходство последнего вида (представлен полной зубной костью с зубами) с современными агамидами (достоверных триасовых ящериц не известно) заставляет задуматься о недоразумении, которое легло в основу открытия T. estesi (Алифанов, 2012б; Hutchinson et al., 2012).

1.5.6. Гемиплевродонтия. При обсуждении строения зубной системы акродонтных ящериц ряд признаков остаётся без внимания. В их числе высокий зубной (медиальный) гребень челюстных костей. У ящериц других групп он сочетается с гиперплевродонтией, признаваемой разновидностью плевродонтного типа прикрепления. Гиперплевродонтия у агамид и хамелеонид дополняется особенностью, которая нами (Алифанов, 2000, 2012б) названа “*гемиплевродонтией*”. Термин подразумевает отрыв оснований всех или части зубов от суб- или супрадентального гребня (рис. 19, 20, *а*). В специализированных случаях, когда все зубы гемиплевродонтны, а часть из них локализована вблизи свободного края зубного гребня (Chamaeleonidae и Agamidae), допустимо использовать термин *гипергемиплевродонтия* (рис. 17, *б*, 19, *а*).

Рис. 19. Гипергемиплевродонтия (*а*) и нерегулярная гемиплевродонтия, или эугемиплевродонтия (*б*): *а* – часть нижней челюсти лингвально Leiocephalus belliana (Agamidae), *б* – ростральная часть нижней челюсти лингвально Gekko gecko (Gekkonidae).

Гипергемиплевродонтия – прямое следствие прекращения роста и сменности зубов при сохранении процесса роста челюстных костей по мере увеличения индивидуальных размеров в онтогенезе. При этом, например, у Agamidae s.l. все зубы имеют боковое, т.е. плевродонтное прикрепление, видимое и на грубых поперечных срезах челюстных костей. Особенно это заметно на примере зубов задней части ряда, которые крупнее передних (у агамид они закладываются здесь по одному и обычно укрупняются окципитально). Гипергемиплевродонтию можно признать синонимом “акродонтии”, а предпочтительность использования первого термина, с нашей точки зрения, определяется тем, что он не связан с неудачным опытом применения в рамках типологии прикрепления. Нерегулярная гемиплевродонтия (эугемиплевродонтия) характерна для многих групп ящериц (рис. 19, *б*).

1.5.7. Арочность зубной кости. При утрате пластинчатых костей у современных хамелеонов и агам обычно обширный меккелев канал, закрытый медиально пластинчатыми костями, придает зубной кости ящериц в поперечном сечении арочную конструкцию, перераспределяющую вертикальные нагрузки по ее контуру. У представителей Agamidae s.l. и Chamaeleonidae арочность поддерживается расширением альвеолярного канала, что отвечает распределению вертикальных сил по контуру ветви нижней челюсти через зубной гребень, несущий несменяемые зубы (рис. 17, *г*). При этом пластинчатые кости редуцируются, а внутренняя стенка меккелева канала становится внешней стенкой зубной кости.

1.5.8. Проблема первичности типа прикрепления или формы зубов. Препятствием для теоретического осмысления разнообразия строения зубной системы ящериц являются многочисленные параллелизмы, проявляемые в типах прикрепления и в форме зубов или зубной системы в целом. Несмотря на это, попытки поставить классификацию ящериц в зависимость от особенностей зубной системы, как у млекопитающих, всё же были. Например, Э. Коп (Cope, 1964) для игуаний выделил таксоны Pleurodonta и Acrodonta, которые иногда используются современными авторами, несмотря на данные палеонтологии, указывающие на неоднократность возникновения агамо-хамелеонового типа (гетеродонтия в сочетании с регулярной гемиплевродонтией или гиперплевродонтией) зубной системы. Кроме Agamidae (Pachyglossa), он отмечен у ископаемых хамелеоморф семейства Priscagamidae (Priscagamia); двум последним семействам (рис. 20, *в, е*) предшествуют группы со сходной негетеродонтной и негемиплевродонтной зубной системой (рис. 20, *а, б*), а также с сохранением признаков сменности (рис. 20, *г, д*).

Более многочисленны примеры раннего преобразования и удержания специализации в филогенезе. Таковой является однотипная форма зубов у варанообразных ящериц, у которых они практически всегда острые и изогнутые по форме. Мелкие и конические зубы отмечаются у геккот, симметрично трёхвершинные – у игуаноморф, поперечное расширенные в основании – у ископаемых полиглифанодонтий, и т.д.

Рис. 20. Независимое формирование гетеродонтии и сходство предшествующих ей стадий у Priscagamia (*а–в*) и Pachyglossa (*г–е*): *а* – Pleurodontagama aenigmatodes Borsuk-Bialynicka et Moody, 1984 (Pleurodontagamidae), *б* – Gladidenagama semiplena Alifanov, 1996 (Gladienagamidae fam. nov.), *в* – Priscagama gobiensis Borsuk-Bialynicka et Moody, 1984 (Prisacagamidae), *г* – Parauromastyx gilmorei Alifanov, 2004 (Isodontosauridae), *д* – Graminisaurus interruptus Alifanov, 2009 (Changjiangosauridae), *е* – Laudakia caucasica (Agamidae).

Вопрос о первичности типа прикрепления или формы зубов в современных исследованиях прямо не ставится, а решение проблемы, как отмечалось выше, поддерживается на уровне произвольных интерпретаций. То, что текущая систематика часто замешана на недоучёте деталей морфологии и не адекватна им, нами (Алифанов, 1996, 2000, 2012б) отмечалось не раз, особенно в связи с проблемой сопоставления макротейид и ряда позднемеловых тейидообразных ящериц. Например, примат формы зубов иллюстрирует пример традиционного определения близкого родства современных Lacertidae и Tupinambidae, у которых отмечается асимметричная трёхвершинность, сочетающаяся с разными типами (подтипами) прикрепления. На примате типологии прикрепления в то же время основана гипотеза родства тех же современных Tupinambidae и Teiidae s.str. (Teiumorpha), обладающих субплевродонтией, и ряда ископаемых таксонов (Polyglyphanodontia и Macrocephalosauria), принимаемых в составе общего таксона, например, Polyglyphanodontinae (Estes, 1983a) или Borioteioidea (Nydam et al., 2007).

Сказанное позволяет обратить внимание на некоторые важные морфологические особенности, которые оказываются вне интереса других исследователей. Например, трёхвершинность зубов у макротейид сочетается с их асимметричностью. Вероятно, она возникает из первично двухвершинных зубов, предшествующих в данном случае трёхвершинной серии. У двух специализированных форм макротейид Teius и Dicrodon (Teiidae s.str.) трёхвершинных зубов нет, но в ряду двухвершинных зубов передние вершинки постепенно разворачиваются лингвально (рис. 21, *б, в*), придавая верхушке наиболее задних зубов вид поперечной расширенности. Такое же впечатление производят зубы у позднемеловых Cheminsauridae (Macrocephalosauria), которым предшествует стадия формирования лопаткообразных многовершинных зубов (рис. 21, *г, д*, 22, *б, в*). А вот у семейств позднемеловых Polyglyphanodontia (рис. 21, *г, д*), судя по всему, исходным было поперечное расширение оснований зубов, как у Adamisaurus magnidentatus Sulimski, 1972 (Adamisauridae). У Polyglyphanodontidae к такому расширению присоединилось поперечное расширение и другие виды усложнения верхушек.

Другой пример – позднемеловые макротейидообразные Mongolochamopidae (Macrocephalosauria). В отличие от собственно макротейид, они отличаются симметричностью плечей центральной вершинки (в отличие от дополнительных вершинок, плечи не отделены от центральной вершины фасетками). Внешний характер сходства последней группы с макротейидами подчёркивает различие строения костей, составляющих ветви нижней челюсти (рис. 21, 22). Для обсуждаемой ископаемой группы обнаруживается агамохамелеоновый тип строения. В данном случае он более конкретно совпадает по строению с хамелеоморфными прискагамами (рис. 22, *е–з*).

Рис. 21. Примеры формирования поперечного расширения зубов верхушечно (*в, д*) и в основании (*е, ж*), а также предшествующие им стадии (*а, б, г*) у макротейид и ископаемых тейидообразных ящериц: *а* – гипотетическое исходное состояние, *б* – Cnemidophorus (Tupinambidae), *в* – Teius (Teiidae s.l.), *г* – †Gilmoreteius Langer, 1998 (Gilmoreteiidae), *д* – †Cherminsaurus Sulimski, 1975 (Cherminsauridae), *е* – †Adamisaurus Sulimski, 1972 (Adamisauridae), *ж* – †Polyglyphanodon Gilmore, 1940 (Polyglyphanodontidae); I–III – типы строения нижней челюсти, свойственные перечисленным формам: I – мозазавро-тейюморфный, II, III – агамо-хамелеоморфный.

Рис. 22. Разнообразие формы и типов прикрепления (*а, е–ж* – эу- и гиперплевродонтного; *б–д* – сублевродонтного) зубов у таксонов Macrocephalosauria (*б–д*) и Priscagamia (*е–з*), отличающих агамо-хамелеоновым типом строения заднего края зубных костей: *а* – гипотетическая исходная стадия, *б* – Gilmoreteiidae, *в* – Cherminsauridae, *г* – Mongolochamopidae, *д* – Pyramicephalosauridae, *е* – Hoplocercidae, *ж* – Pleurodontagamidae, *з* – Priscagamidae; I–III – типологические варианты агамо-хамелеонового типа строения заднего края зубных костей у семейств перечисленных таксонов (I – Gilmoreteioidea, II – Mongolochamopoidea и III – Priscagamia).

Проблема параллелизмов в строении зубной системы между макротейидами и тейидообразными ископаемыми группами ящериц, а также необходимость её решения, в ключе наших замечаний, формально была признана в одной из недавних кладистических классификаций (Gauthier et al., 2012), в которой две названные группы таксономически обособлены.

1.6. Остеодермы

Остеодермы могут иметь прямоугольную, округлую, полигональную, листовидную и промежуточного типа формы. Иногда они мелкие и зерновидные по форме. Отличается и скульптура их поверхности: от гладкой до выемчатой, ребристой или бугорчатой. Существуют сложные остеодермы, составленные, предположительно, из нескольких мелких пластин. Они бывают также утолщенными или тонкими. Часто остеодермы могут менять форму в зависимости от положения на теле, реже могут исчезать или группироваться на отдельных участках тела. Массивные пластины ограничивают подвижность их носителей. Обычно остеодермы туловища перекрывают друг друга, но способны располагаться встык или на взаимном удалении. У некоторых безостеодермных в целом групп ящериц представлена скульптура на покровных костях черепа остеодермального происхождения, которая свидетельствует об исходном наличии кожных костей. Иначе говоря, у ящериц эти покровные элементы могут закладываться на ранних стадиях онтогенеза, но затем недоразвиваются. Скульптура формируется также и при наличии остеодерм туловища. Для первично безостеодермных ящериц она не характерна. Однако отсутствие скульптуры на костях крыши черепа не является строгим признаком, указывающим на отсутствие кожных костей.

Скорее всего, исходными для ящериц были мелкие остеодермальные зёрна, армирующие роговые чешуи бугорчатого типа (Camp, 1923). Такие отмечаются у некоторых гекконов, современного Varanus komodoensis (McDowell, Bogert, 1954) и у Arretosaurus ornatus из позднего эоцена Китая (Gilmore, 1943). Их превращение в форму широких пластин – явно результат длительной эволюции, а не случайного процесса, что современными филогенетическими работами недооценивается.

Впечатление о мозаичном ходе формирования остеодерм ослабевает при удачной реконструкции филогенеза отдельных групп. В этом случае сведения по остеодермам приобретают особую ценность. Например, среди ангвиморф, классификация которых выглядит в составе ящериц наиболее удачной, сплошной остеодермальный панцирь имеет параллельно сложившее сходство в составе Helodermatidae (Platynota) и Anguidae (Diploglossa). Также параллельно формируется скопление изолированных остеодерм только в области головы и шеи у родственных им (соответственно) Lanthanotidae и Xenosauridae s.l.

Более ясная картина распределения остеодерм характерна для сцинкоморфных ящериц. Среди них представлены группы лишённые остеодерм, например, Xantusiidae. Опыт изучения их ископаемых родственников показывает, что эта линия характеризовалась безостеодермностью уже на первых этапах своей эволюции. Остеодермальные сцинкоморфы отличаются друг от друга по форме покровных костей: прямоугольной у Cordylidae, округлой (плюс они сложносоставные) у Scincidae и Acontiidae. Судя по палеонтологическим данным, эти особенности строения сложились на самых ранних стадиях дивергенции сцинкоморф, поскольку они проявляются у древнейших их представителей, принадлежащих вымершему семейству Paramacellodidae. По остеодермам, которые имеют прямоугольную форму, устанавливается родство последнего таксона с современными кордилидами (Estes, 1983a).

ГЛАВА II. ИСТОРИЯ И ПРОБЛЕМЫ КЛАССИФИКАЦИЯ ЯЩЕРИЦ

Основная задача главы – представить новую классификацию ящериц, интегрирующую многочисленные современные и ископаемые таксоны. Начало содержит замечания, важные для характеристики текущего состояния проблемы и для определения позиции автора при изложении собственных данных. Внимание также уделено истории классификации обсуждаемой группы в целом и её макротаксонов в частности.

2.1. Биологическая систематика и филогенетика: некоторые замечания

2.1.1. О задачах биологической классификации. Биологическая классификация, изучающая таксономическое разнообразие, на современном этапе должна быть естественной, т.е. в отличие от искусственных (технических) классификаций, не противоречить эволюционным установкам, а значит, учитывать и отражать филогенетические отношения организмов. Вместе с тем следует учесть, что систематика и филогенетика преследуют разные цели. Первая призвана найти форму системы с максимально прогностическими свойствами, тогда как вторая осуществляет реконструкцию конкретного хода эволюции организмов (Старобогатов, 1989). Реконструкция филогенетических отношений – это всегда гипотеза, которая не может быть ни строго доказанной, ни всесторонне проверенной, тогда как естественная биологическая классификация представляет собой теорию структуры совокупности входящих в неё объектов.

В традиционных классификационных процедурах такая теория складывается не сразу. Обычно первоначальный образ объектов исследуется по заметным свойствам, затем производится его проверка и объяснение сходства. Замена одних гипотез другими, более содержательными и точными, происходит благодаря тестированию предшествующей теоретической конструкции или её базисных положений с помощью новых наблюдений и данных. Объём и рубрикация группы зависят от представлений об удобной и компактной системе. В зависимости от учёта разных факторов, которые необходимо отразить, она может иметь разную основу и обоснование. Качество системы определяется диагностичностью таксонов, запоминаемостью и преемственностью в сравнении с прежними классификациями. Из возможных гипотез выбираются наиболее правдоподобные и способные развиваться с поступлением новой информации. Система работает как ресурс хранения и удобного извлечения информации. Эволюционная интерпретация морфологических рядов вполне способна представить содержательный результат в сочетании с морфофункциональным или эмбриологическим анализом значимых морфологических структур, а также с неморфологическими (например, зоогеографическими) данными, которые могут иметь филогенетический аспект.

Важно отметить, что изучение аспектов разнообразия не способно привести к однозначному финишному решению и потому, что в её условия всегда включен такой неформализуемый параметр, как индивидуальный опыт исследователя, что само по себе служит источником разнообразия классификационных подходов даже в рамках их крупных течений (Павлинов, 2006). Более того, дискуссия между систематиками разных школ в истории таксономии, нередко прикрываемая объективистским фасадом, в своей значительной части была попыткой найти и утвердить некую теоретическую основу для результатов, полученных на основании субъективного опыта (Симпсон, 2006).

2.1.2. Кладизм и эволюционная таксономия. Занимающая в современных направлениях систематики ключевое положение проблема филогенеза может рассматриваться и с точки зрения последовательности составляющих его событий, и отражать изменения морфотипологических характеристик изучаемых групп организмов. Эти два аспекта соответствуют двум составляющим: генеалогической и семогенетической (Павлинов 2005). Первая является предметом преимущественного интереса кладизма, а вторая – эволюционной таксономии. Обе доктрины восходят к общим теоретическим корням геккелевской филогенетики и концептуально сформировались в течение 60-70-х годов XX столетия. В настоящее время они имеют наибольшее число действующих сторонников.

На практике кладизм и эволюционная таксономия входят в антагонистические отношения друг с другом. При этом современный кладизм выступает в роли “обвинителя”, упрекая оппонентов, например, в интуитивности. Претензии относятся и на счёт приверженности сторонников альтернативного подхода к иерархической классификации Линнея, что изобличает, как минимум, научный консерватизм. Сторонники эволюционной таксономии, в свою очередь, отмечают, что в основе большинства течений кладизма лежит ряд иррациональных, с точки зрения логики исследования биологических объектов, процедур (например, метод аутгруппы, автоматизирующий определение полярностей признаков, но требующий специального обоснования сравнимого с обоснованием филогенеза самой исследуемой совокупности таксонов) и ряд антибиологических подходов, к числу которых можно отнести принцип экономности (парсимонии), минимизирующий число параллелизмов (конвергенций). Последний вступает в противоречие со многими эмпирическими закономерностями эволюции, например, с правилами адаптивной радиации, происхождения крупных таксонов от неспециализированного предка, неравномерности, мозаичности и др. Логическая идеализация увязана также с применением компьютерных программ, результаты которых зависимы от переменных параметров (числа введённых таксонов, признаков, выбора внешней группы и т.д.), допускающих произвольную манипуляцию с результатами итоговых реконструкций.

Практика кладистических исследований нередко основана на повышенных претензиях к аргументированности многих традиционных таксонов, что стало предлогом для перевода их в категорию парафилетических и подлежащих ревизии групп. В результате именно такой ревизии, например, исчезло название для собственно ящериц (Lacertilia). Группа была объявлена базальными Squamata, в рамках которых она имеет статус неспециализированной и немонофилитичной (нашими данными это не подтверждается; см. главу I).

В эволюционной таксономии (макротаксономическое направление подробно разработал Дж. Симпсон: 2006; популяционный вариант лучше представлен Э. Майром: 1971), сохраняющей традиционную основу, классификация также выстраивается с учётом реконструкции филогенеза. Однако сам филогенез основан на предварительном анализе, который подразумевает выделение ключевых структурных типов (морфотипов) и построение их семогенезов.

Эволюционно-таксономическая концепция допускает использование эмпирического опыта исследователя, в которой может иметь место определённая доля интуитивности, возникающая на фоне понимания неустранимости сопутствующих ходу исследований неопределённостей. Систематику в этой связи, по Дж. Симпсону, можно охарактеризовать «полезным искусством» (именно это положение вызывает активную критику кладистов как признак недостаточной научности), за которым стоят практические цели по установке совместимости, стабильности и прогностичности.

Ключевой является проблема филогенеза, который, кроме дивергенции, рассматривает параллелизмы и изменение уровня организации. Монофилия в рамках эволюционной таксономии трактуется в классическом стиле: допускается происхождение таксона одной или несколькими филетическими линиями (широкое понимание). При трансформации филогенетической реконструкции в систему не исключается, что одни группировки таксонов могут быть связаны горизонтально (грады), другие – вертикально (клады). Выбор в пользу какого-то из этих решений является вопросом квалификации и опыта исследователя.

Для выделения высших таксонов наиболее существенны три критерия: степень обособленности, масштаб дивергенции и множественность низших таксонов. В подходах, опирающихся на палеонтологические данные, вводится критерий, согласно которому признаки тем более весомы, чем более они доступны на ископаемом материале. Можно также отметить весьма важное условие адаптивной значимости. С точки зрения этого критерия, надёжность признака может быть увязана с итогами осмысления его участия в адаптациогенезе.

Адаптациогенез соединяет идеологически эволюционную таксономию и морфобиологический (морфоэкологический) метод А.К. Юдина (1974), в котором значение придаётся сравнительной и функциональной морфологии, экологии и эмбриологии. Филогенетические аспекты морфобиологического анализа позволяют охарактеризовать отдельные линии развития содержательно даже в случае неопределенностей в связи с потенциально высоким уровнем параллелизмов морфофункциональных систем и неравномерностью темпов их эволюции, которые меняются как от группы к группе на разных исторических этапах, так и в рамках одной и той же группы (Потапова, 2013). Морфобиологический анализ выступает не столько инструментом для определения генеалогического сходства, сколько способом оценки глубины хиатусов сравниваемых таксонов, что при построении естественных классификаций не менее важно, чем оценка родства по сходству.

Таким образом, в отличие от современного кладизма, который отказался от обсуждения содержательной стороны филогенеза в пользу генеалогических событий, в эволюционной таксономии важен анализ преобразования морфологических признаков. Он позволяет эмпирически выделить структуры, по которым шла активная дивергенция таксона, проанализировать их морфологию, подобрать типологически сходные преобразования и определить признаки, унаследованные от общего предка или приобретённые в результате процессов параллельной эволюции, а в итоге выдвинуть правдоподобные филогенетические реконструкции и таксономические гипотезы.

2.1.3. Закономерности эволюции и классификация. Единство происхождения и общность свойств могут быть унаследованы не только от ближайшего предка, но и приобретены в рамках тенденций эволюционного развития родственных групп, на что обратил внимание ещё Ч. Дарвин, сформулировав представление об аналогичных изменениях. Фактически концепция ставит проблему закономерного хода развития изменений в эволюции. В этом отношении параллелизмы противоречат практике таксономических исследований, которые по сути и подходам были и остаются до сих пор статистическими (Симпсон, 2006).

Закономерности эволюционного процесса – предмет интереса многих исследований в области генетики, морфологии и других разделов биологии. В практике обсуждения эта тема иногда представлена в виде эмпирического правила “направленной эволюции”, под которой имеется в виду повторяемость морфологических структур в относительно близких филогенетически группах и обусловленность процессами канализации развития.

Свойство повторяемости морфологических структур, выходящее за рамки мозаичности (ортогенез; в рамках эволюционной интерпретации находит объяснение с точки зрения структурной инерции, ограничивающей направления развития биологической си-

стемы: Раутиан, 1988), использовалось в истории биологии и для критики дарвинизма (номогенез, автогенез), и для попыток классификации отдельных групп организмов в виде таблиц, сходных внешне с Периодической системой химических элементов Д.И. Менделеева. Такого рода таблицы составлял ещё Э.Д. Коп, в частности, для классификации ящериц. Отчасти идея периодичности нашла отражение в его концепции гомологических и гетерологических рядов. Если повторяемость отдельных морфологических признаков реальна (она иногда находит также объяснение в рамках закона гомологических рядов Н.И. Вавилова), то реальна возможность построения классификаций, основанных на элементах независимого воспроизводства структур, если таковые удаётся заметить. По данным И.Ю. Попова (2008), в биологии, по крайней мере, около 150 лет происходили такого рода попытки. Их опыт показал невозможность создания универсальной биологической классификации, подобной системе химических элементов, что не означает отказа от анализа значения повторяющихся структур в рамках частных филогенетических схем.

Вспомним также, что в практике зоологии достаточно давно изучают проблему видов-двойников, или сходных морфологически видов, отличимых только с помощью экологических, этологических или генотипических методов. В палеонтологии установить их не удаётся, если речь не идёт о доказанных случаях итеративной эволюции. Примеры параллельного развития целых признаковых комплексов допускают сочетания, которые все вместе или дополненные ключевым фактором позволяют повысить уровень организации. Примеры хорошо известны в виде таких устоявшихся терминов, как “маммализация териодонтов”, “орнитизация динозавров” и “ангиоспермизация голосеменных”. Среди сквамат также отмечается похожая комплексная параллелизация. Наиболее яркая из них имеет, скорее, дегенеративный характер в виде формирования роющего комплекса признаков (см. главу I), который характерен для всех современных амфисбен. “Амфисбенизация” выражена у роющих змей (Scolecophidia) и некоторых сцинкогеккономорфных ящериц (например, Acontiidae, Dibamidae, Feyliniidae). Для агамо-хамелеоморфных игуаний отмечается тренд на гетеродонтию и утрату сменности зубов. У ящериц могут также возникать заострённые и изогнутые назад зубы в связи со специализированной плотоядностью (кроме Platynota, Mosasauria и некоторые ископаемые Scincomorpha). Есть и другие примеры.

Подчеркнём, что альтернативой морфологическому ортогенезу является восходящее к Ч. Дарвину представление о случайном характере хода морфологических изменений в процессе эволюции, который не сопровождается бесконечным разнообразием жизненных форм. Каковы бы ни были причины параллелизмов, тем не менее, нельзя не согласиться, что их распространенность свидетельствует о бóльшем значении внутренних факторов в определении хода эволюции, чем это обычно принимается (Татаринов, 1987).

У ящериц установлен ещё один примечательный тип параллелизмов, который выходит за рамки простой мозаичности. Он связан с регулярным воспроизведением ряда структур (проявляется в типах прикрепления зубов, вариантах строения нёба, деталей нижней челюсти, и др.). Такие параллелизмы нами отмечались также у птицетазовых динозавров. Они легли в основу классификации этой группы (Алифанов, 2000, 2012ж; Алифанов, Савельев, 2015). В последнем случае имеется в виду независимое укорочение бедренных костей наряду с удлинением метатарсального отдела стоп, за которым стоит тенденция к совершенствованию бипедальной локомоции. Эти особенности, в частности, нами использованы в диагнозах трёх крупных ветвей Ornithopoda (Алифанов, 2012ж), каждая из которых распадается на две линии, прогрессирующие в одном случае на основе преобразований черепа, а в другом – на основе совершенствования локомоции. Подобные преобразования происходили у некоторых групп теропод, в частности, орнитомимозавров (Алифанов, Савельев, 2015).

По нашим представлениям, регулярные параллелизмы – следствие интенсивной радиации, ограниченной рамками ключевой морфо-физиологической адаптации. Для ящериц такой является амфикинетизм. Ряд изменений черепных структур, в том числе параллельных, в целом выглядит нейтральными по отношению к функционированию амфикинетизма. По этой причине они могут быть подвержены бóльшему спектру изменений, чем конструктивно зависимые элементы.

В литературе по морфологии и классификации ящериц тема немозаических параллелизмов практически не поднимается, поскольку преобладающий ныне кладистический метод определения родства ход морфологических изменений рассматривает только в одном качестве – как случайный процесс.

2.2. Современные представления о классификации и филогенезе основных таксонов ящериц

2.2.1. Классификация ящериц Ч. Кэмпа и её развитие. Ящерицы, наряду со змеями и амфисбенами, классифицированы в составе надотряда Squamata (Diapsida), который вместе с гаттерией (Rhynchocephalia) составляет часть таксона Lepidosauria, формирующего основу Lepidosauromorpha и входящего наряду с Archosauromorpha в подкласс Diapsida. В характеристике сквамат отмечают наличие чешуйчатой кожи, раздвоенного языка, парного копулятивного органа, крючковидность пятой метатарсалии, латеральное расположение задних ушных костей и видиевых каналов, отсутствие брюшных рёбер и отверстий на скапулокоракоидах. Представления о систематическом положении и родственных связях сквамат сложились не сразу, о чём подробнее говорилось в предыдущей главе.

В конце XIX и начале XX вв. появилось сразу несколько классификаций ящериц и сквамат в целом. Их положительный и отрицательный опыт попытался учесть Ч. Кэмп (Camp, 1923), система которого стала основой для всех более поздних исследований.

Ч. Кэмп разделял ящериц на несколько секций (инфраотрядов), сгруппированных в два отдела: Ascalabota (Iguania, Rhiptoglossa и Gekkota) и Autarchoglossa (Scincomorpha и Anguimorpha). Первый из них представлен в качестве предкового для второго через связь с Gekkota (рис. 23, *а*). Данная схема вызвала возражение со стороны В.Б. Суханова (1961), который, используя данные по строению мускулатуры плечевого пояса, показал правильность филогенетического сближения геккот и аутархоглосс. Для этой группы он предложил таксон Scincogekkonomorpha (рис. 23, *б*), одновременно отметив нарушение Кэмпом при формировании его отделов принципа монофилии, обязательного в современной практике эволюционных построений. Р. Эстес и др. (Estes et al., 1988; рис. 23, *в*) филогенетические связи основных групп ящериц раскрыли кладистически, согласившись с дивергенцией Autarchoglossa и Gekkota (в составе таксона Scleroglossa, синонимичного Scincogekkonomorpha). В последней схеме Iguania предстали одним из четырёх инфраотрядов. Именно им отведена позиция наиболее архаичной группы. Такая точка зрения закрепилась во всех последующих филогенетических исследованиях. Попытку пересмотреть филогенез ящериц кладистическим способом предпринял также О. Риппель (Reippel, 1988). Представленная в его работе итоговая картина напоминает схему Р. Эстеса и др. (Estes et al., 1988). Разночтения касаются филогенетического положения змей и амфисбен. Если Р. Эстес и др. классифицируют эти группы в составе Autarchoglossa (одновременно отказавшись от признания собственно ящериц, которые интерпретированы как парафилетический таксон), то Риппель считает вопрос недостаточно изученным. Именно проблема родства змей и амфисбен является ключевой во многих современных исследованиях.

Кладистический анализ выявил сомнительность монофилетичности Autarchoglossa. Например, к гипотезе сестринского родства Scincomorpha и Gekkota склонялись К. Швенк (Schwenk, 1988), изучавший морфологию языка, и В. Преш (Presch, 1988), анализировавший родственные связи сцинкоморф по разным морфологическим данным. В одной из более поздних работ допускалась связь Gekkota и Anguimorpha (Gao, Norell, 1998).

Ещё Ч. Кэмп (Camp, 1923) полагал, что амфисбены сязаны тесным родством со сцинкоморфами, а змеи – с ангвиморфами (рис. 24, *а*). В последнее время получила распространение идея родства амфисбен и змей через гипотезу их происхождения от роющих аутархоглосс. Гипотеза детализируется в рамках двух недавних и претендующих на максимальную широту учёта данных в филогенетических исследованиях Дж. Конрада (Conrad, 2008) и Ж. Готье и др. (Gauthier et al., 2012).

Рис. 23. Родственные связи основных таксонов ящериц по разным авторам (приведены с упрощением): *а* – Ч. Кэмп (Camp, 1923); *б* – В.Б. Суханов (1961); *в* – Р. Эстес и др. (Estes et al., 1988).

Итоговые филогенетические реконструкции в двух последних работах в общем виде совпадают со схемой Р. Эстеса и др. (Estes et al., 1988), но отличаются более высокой детальностью, а также включением в анализ ископаемых форм и групп.

Вариант Дж. Конрада (Conrad, 2008; рис. 24, *б*) использует 222 вида и 363 морфологических признака. В нём традиционные Iguania представлены частью кладистического таксона Iguanomorpha вместе с несколькими проблематичными ископаемыми формами, а геккоты – такого же таксона Gekkonomorpha (наряду с ископаемыми проблематиками, в основном сцинкоморфами, составляющими и базальную, и продвинутую его части). Ангвиморфы традиционно включают мозазавров в составе платинот, куда также помещён современный ксенозаврид Shinisaurus. В состав сцинкоморф введено также ископаемое семейство Polyglyphanodontidae. Ранее последняя группа была обособлена Р. Эстесом (Estes, 1983a) в виде подсемейства в семействе Teiidae s. str. (макротейиды), в которую вошли

проблематичные формы из позднего мела Северной Америки и Центральной Азии (Монголии). Одновременно значительная часть типичных сцинкоморф оказалась в составе не только геккот (геккономорф), но и ангвиморф, что практически перечёркивает прежние достижения систематики ящериц. Не удивительно, что в диагнозе сцинкоморф почти нет краниологических признаков (это свойственно чуть ли не всем ключевым таксонам итоговой схемы Конрада). Кроме амфисбен и змей, Scincophidia включают роющих Acontiidae, Dibamidae и Feyliniidae.

Рис. 24. Родственные связи основных таксонов Squamata по разным авторам (приведены с упрощениями): *а* – Ч. Кэмп (Camp, 1923); *б* – Дж. Конрад (Conrad, 2008); *в* – Ж. Готье и др. (Gauthier et al., 2012).

Ж. Готье и др. (Gauthier et al., 2012; рис. 24, *в*) использовали в анализе данные по почти 200 видам (из них около 50 ископаемых) и более 600 признаковых состояний (почти все они проиллюстрированы изображениями, полученными с помощью компьютерного томографа). В отличие от схемы Р. Эстеса и др. (Estes et al., 1988), данная классификация вводит два новых кладистических макротаксона высокого ранга. Это ископаемые Polyglyphanodontia (выделен нами в более узком объёме) и Mosasauria, который до этого нами же был использован при построении собственного варианта классификации ящериц (Алифанов, 2000). В данном случае оба таксона представлены в положении более базальном по отношению к большинству групп ящериц, кроме Iguania. Таксон Krypteia, объединяющий амфисбен и змей, включает также Dibamidae (показаны в родстве с амфисбенами). По сравнению с предыдущей схемой, обсуждаемая отличается заметной умеренностью, проявляемой внешне в сохранении преемственности по отношению к использованию традиционных таксонов, за которыми в значительной степени также оставлены привычные названия и семейственный состав.

В двух последних работах подчёркивается: результаты анализа не позволяют обнаружить их соответствие с опубликованными к тому времени филогенетическими реконструкциями макротаксонов ящериц, полученными методами молекулярной систематики. Это направление филогенетических исследований в современности получило бурное развитие (часть молекулярной систематики, которая связана с исследованием ДНК и РНК, называется геносистематикой, или молекулярной филогенетикой). В противовес классической систематике фенотипов, в рамках данного направления выделение таксонов и выстраивание филогенеза осуществляется по набору молекулярных (генетических) маркеров. В силу своей специфичности и оторванности от систематики, основанной на морфологических данных, молекулярная систематика заслуживает развития как паратаксономическая система, чего на практике не делается и возможность чего не оговаривается.

Молекулярная систематика демонстрирует ряд необычных с точки зрения истории изучения ящериц выводы. Они не только обращают внимание на отсутствие сестринской связи змей и амфисбен, но и на базальное положение Gekkota, немонофилетичность Scincomorpha, а также родство Anguimorpha и Iguania друг с другом и со змеями (Townsend et al., 2004; Vidal, Hedges, 2005, 2009; Pyron et al., 2013; рис. 25). С точки зрения кладистических данных, последние выводы выглядят особенно сомнительными. Конфликт данных стал предметом специального внимания. Он не только поднял на принципиальную высоту проблему параллелизмов, но и высветил непреходящее значение данных традиционной морфологии современных и ископаемых групп (Ананьева, 2013).

Рис. 25. Родственные связи Squamata по молекулярно-генетическим данным: *а* – Т. Таунсенд (Townsend et al., 2004); *б* – Н. Видал и С. Хеджес (Vidal, Hedges, 2009).

2.2.2. Проблемы классификации макротаксонов ящериц

I g u a n i a. Представления на классификацию и филогенетические связи неоднозначно складывались в отношении всех инфраотрядов ящериц. Исключением не стали Iguania. Ранее данный инфраотряд принимался в виде связанных родством отдельных подгрупп Pachyglossa (Iguanidae, Agamidae) и Rhiptoglossa (Chamaeleonidae) у Э. Копа (Cope, 1900), Pachyglossa и Chamaeleomorpha у М. Фюрбрингера (Fürbringer, 1900). Этим схемам предшествовала идея объединить семейства Agamidae и Chamaeleonidae в таксоне Acrodonta (Cope, 1864). Долгое время действовало упрощающее общую картину представление А. Ромера (Romer, 1956), считавшего игуаний инфраотрядом с тремя семействами: Iguanidae, Agamidae и Chamaeleonidae.

В результате современных исследований в области систематики и филогении разнообразным по родо-видовому составу и традиционным семействам Iguanidae s.l. и Agamidae s.l. стали придавать статус парафилетических таксонов, требующих пересмотра их внутригрупповых филогенетических связей (Moody, 1980; Estes et al., 1988; Etheridge, de Queiroz, 1988). Это обстоятельство побудило некоторых исследователей к активной ревизии традиционных представлений. Например, Д. Фрост и Р. Этеридж (Frost, Etheridge, 1989) раздробили Iguanidae s.l. на восемь семейственных групп (рис. 26, *а*). Еще раньше С. Муди (Moody, 1980) предложил обособить от Agamidae s.l. роды Uromastyx и Leiolepis в составе самостоятельного семейства Uromactycidae.

Интересно, что попытки обсудить проблемы родства основных групп игуаний только на рецентном материале иногда приводят к диаметрально противоположным мнениям. Например, не всегда признается непосредственная связь Agamidae s.l. и Chamaeleonidae (Northcutt, 1978; Hallerman, 1998), допускается объединение их в общем семействе (Chamaeleonidae: Frost, Etheridge, 1989) и даже предлагается обособить последнее (Chamaeleonidae s.str.) от остальных ящериц вообще (Witten, Moody, 1997).

Рис. 26. Родственные связи семейств Iguania по данным разных авторов: а – Д. Фрост и Р. Этеридж (Frost, Etheridge, 1989); *б* – Дж. Конрад и М. Норелл (Conrad, Norell, 2007).

Ещё одним усложняющим обстоятельством стало привлечение в филогенетический анализ большого числа новых ископаемых данных, в частности, из позднего мела Центральной Азии. При этом в отношении некоторых форм также высказываются диаметрально противоположные мнения. Например, “прискагам”, которые описаны как подсемейство агамид, в последних работах стали причислять к базальным Chamaeleontiformes (Conrad, 2008), или считать сестринской группой Acrodonta в целом (Gauthier et al., 2012). Родственные “агамам” “изодонтозавры” также интерпретированы и базальными Chamaeleontiformes (Conrad, Norell, 2007; Conrad, 2008; рис. 26, *б*), и базальными Iguanidae (Gauthier et al., 2012). Довольно много противоречивых определений оказалось в отношении меловых и палеогеновых “игуан” у разных авторов.

G e k k o t a. Идея связи игуаний и геккот Ч. Кэмпа (Camp, 1923) не получила развития, хотя такая попытка все же имела место (Underwood, 1957, 1971). Результаты молекулярных исследований, о которых речь шла выше, согласуются с представлениями об архаичности Gekkota по морфологическим данным, которые проявляются в ряде признаков мускулатуры и скелета, в частности, в свойственном некоторым представителям группы амфицельном строении позвонков (Camp, 1923; Moffart, 1973). Возникновение последних ныне нередко объясняется проявлением фетализации. Вместе с тем, все современные геккоты демонстрируют такие продвинутые особенности, как утрата височных и заглазничных дужек, формирование замкнутых ольфакторного и меккелевого каналов. Н.Н. Иорданский (1990б) отмечает у геккот наивысшую степень развития кинетизма черепа среди ящериц.

Особое положение среди геккот занимают Pygopodidae. Это семейство безногих австралийских ящериц Ч. Кэмп (Camp, 1923) связывал с ангвиморфами. В истории систематики Gekkonidae в традиционном объёме сначала представляли в виде нескольких семейств, которые морфологически довольно едины и могут быть рассмотрены в составе одного (Romer, 1956). Однако начиная с работ А. Клюге (Kluge, 1967, 1976, 1987), группу стали подразделять на несколько подсемейств, а затем вновь семейств. Современными авторами (например, Conrad, 2008; Gamble et al., 2008 a, b; Daza et al., 2013) принимается до шести таких таксонов (Gekkonidae s.str., Carphodactylidae, Diplodactylidae, Eublepharidae, Phyllodactylidae и Sphaerodactylidae). Поскольку они краниологически друг от друга не отличимы, то определённое значение приобретает молекулярно-генетические данные (рис. 27, *а*).

Некоторые современные работы используют таксон Gekkonomorpha, в составе традиционных Gekkota и ряда ископаемых проблематиков (рис. 27, *б*). В качестве последних нередко рассматриваются сцинкоморфы ископаемого семейства Ardeosauridae.

Рис. 27. Родственные связи семейств Gekkota по данным разных авторов: *а* – Н. Видал и С. Хеджес (Vidal, Hedges, 2009); б – Дж. Конрад (Conrad, 2008).

S c i n c o m o r p h a. Центральное место в составе сцинкогекономорф занимает инфраотряд Scincomorpha. Эту группу выделил Ч. Кэмп (Camp, 1923) для объединения Leptoglossa, фигурировавших еще в системе Э. Копа (Cope, 1900), и амфисбен. В настоящее время некоторые авторы полагают возможным выводить амфисбен за рамки Scincomorpha (Estes et al., 1988; Presch, 1988, и др.) или из состава ящериц (Gans, 1978; Rage, 1982; Estes 1983а, Иорданский, 1984, 1990б, и др.). Мнения о родстве амфисбен исключительно разнообразны. Они допускают возможность их связи с Gekkota (Presh, 1988), змеями (Rage, 1982; Conrad, 2008; Gauthier et al., 2012), Gilmoreteiidae (Macrocephalosauria) и другими ископаемыми тейидоподобными ящерицами (Wu et al., 1996; Kearney, 2003).

Без амфисбен сцинкоморфы остаются сложной и противоречивой для обсуждения и анализа группой (рис. 28). Ч. Кэмпом (рис. 28, *а*) они разделены на три надсемейства: Scincoidea (Scincidae, Anelytropsidae, Feyliniidae, Dibamidae), Xantusioidea (Xantusiidae) и Lacertoidea (Gerrhosauridae, Lacertidae, Teiidae). За исключением изменений систематического ранга семейств Gerrhosauridae и Anelytropsidae, которые иногда рассматриваются как подсемейства в составе Cordylidae (McDowell, Bogert, 1954) и Dibamidae (McDowell, 1972) соответственно, такая схема во многом стала основой для многих последующих филогенетических работ.

При обсуждении сцинкоморф большое внимание уделялось проблеме родства семейства Dibamidae. В отличие от Ч. Кэмпа, Г. Андервуд (Underwood, 1957, 1971) допускал связь этой группы с Gekkota, что нашло поддержку впоследствии (Wu et al., 1996 и др.). Ж.-П. Гаск (Gasc, 1968) предложил классифицировать дибамид в особом инфраотряде Dibamia, а Р. Эстес рассматривал их сначала подсемейством в Scincidae (Estes, 1983a), а затем классифицировал в составе Scleroglossa incertae sedis (Estes et al., 1988). Некоторые авторы отмечают возможность непосредственного родства Dibamidae со змеями (Northcutt, 1978; Evans, Barbadillo, 1998, и др.) или амфисбенами (Hallerman, 1998; Lee, Caldwell, 2000, Gauthier et al., 2012 и др.), или и тех и других (Conrad, 2008).

В 1970 г. Э. Грир (Greer, 1970) обособил в Scincidae четыре подсемейства: Scincinae, Lygosominae, Acontiinae и Feyliniinae. Наибольшее сомнение вызывает статус двух последних групп. Э. Коп (Cope, 1900) и Ч. Кэмп (Camp, 1923) квалифицировали их в качестве отдельных семейств соответственно. Из современных авторов О. Риппель (Rieppel, 1981, 1984b), обсуждая возможность параллельных преобразований в черепе ящериц в связи с роющим образом жизни, подчеркивал гекконообразность Feyliniidae и сцинкоморфность Acontiidae, а также допускал для последних более тесную связь с дибамидами. Новейшая кладистическая интерпретация родственных связей ящериц Дж. Конрада (Conrad, 2008) представляет две обсуждаемые группы базальными членами таксона Scincophidia, включающего также дибамид, амфисбен и змей.

Следует отметить попытку образовать еще одно сцинкоморфное надсемейство – Cordyloidea. Сначала это предложил сделать Р. Хофштеттер (Hoffstetter, 1955, 1962), который, как и Г. Андервуд (Underwood, 1957), поддержал сближение С. МакДоуэллом и Ч. Богертом (McDowell, Bogert, 1954) Cordylidae и Gerrhosauridae (обычно рассматривается подсемейством Cordylidae), но не согласился с их синонимизацией. Затем Р. Эстес (Estes, 1983a) использовал обсуждаемый таксон для объединения типового семейства с юрско-меловыми Paramacellodidae. Однако это только часть проблем сцинкоморф.

По Ч. Кэмпу, семейство Xantusiidae обладает переходными чертами от Gekkota к Scincomorpha, но филогенетически примыкает к последним (рис. 28, *а*). Позднее его гекконовые связи пытался отстаивать целый ряд авторов (McDowell, Bogert, 1954; Underwood, 1957, 1971; Hoffstetter, 1962; Northcutt, 1978, и др.). Тем не менее, возобладало представление о сцинкоморфном положении Xantusiidae. При этом последнее семейство рассматривается либо в родстве со Scincidae (Presch, 1988; рис. 28, *б*), либо с Lacertidae (Fürbringer, 1900; Rieppel, 1984a), либо самостоятельным стволом в рамках сцинкоморф (Rieppel, 1988). В кладистической классификации Р. Эстеса и др. (Estes et al., 1988) Xantusiidae входят в состав Lacertoidea, одного из двух, по представлению этих авторов,

надсемейств сцинкоморф, куда также включены семейства Gymnophthalmidae и Teiidae (рис. 28, *в*). Сходная схема представлена и в более поздних работах (Conrad, 2008; Gauthier et al., 2012). Разброс мнений отразился и на положении семейства Teiidae.

Истоки современных представлений на семейство Teiidae s.l. восходят к Г. Буланже (Boulenger, 1885), предлагавшего на основе внешних признаков выделить в его составе подгруппы "макротейид" и "микротейид". Впоследствии при выявлении существенных морфологических и биологических различий две группы классифицировали как отдельные подсемейства Teiinae и Gymnophthalminae (MacLean, 1974; Presch, 1974) соответственно. Это обстоятельство явилось отправной точкой для Р. Эстеса (Estes, 1983a), придавшего макро- и микротейидам семейственный ранг при сохранении их непосредственной филогенетической связи. В составе макротейид он выделил ископаемое подсемейство Polyglyphanodontinae, объединив в нем несколько проблематичных ископаемых форм. Именно эта группа оказалась таксоном высокого ранга в классификации Ж. Готье и др. (Gauthier et al, 2012). Несколько раньше также была предпринята попытка отделить её от сцинкоморф в качестве таксона Borioteioidea вместе с Teioidea в сестринском родстве с геккотами (Nydam et al., 2007).

Рис. 28. Родственные связи семейств Scincomorpha по данным разных авторов: *а* – Ч. Кэмп (Camp, 1923); *б* – У. Преш (Presch, 1988); *в* – Р. Эстес (Estes et al., 1988).

В. Преш (Presch, 1983), ориентируясь на собственный опыт и ряд ранних сообщений, указал на возможное родство макротейид с Iguania, а микротейид – с Lacertidae. До этого на игуаноподобность макротейид обратил внимание Ф. Нопча (Nopcsa, 1928). Сходные впечатления возникли у Р. Этериджа (Etheridge, 1967) при изучении хвостовых позвонков и у Р. Эстеса (Estes, 1983a) при рассмотрении особенностей черепа у представителей группы. В рамках обсуждаемой гипотезы обретают определенный смысл разобщенные миологические сведения. Например, еще Ч. Кэмп (Camp, 1923) отмечал сходство сложного взаиморасположения m. intermandibularis и m. genioglossus у макротейид и игуанид, что позднее подтвердил О. Риппель (Reippel, 1980a). Г. Норткатт (Northcutt, 1978), разместил лацертид и макротейид на разных стволах филогенетического древа ящериц по результатам изучения строения их мозга.

A n g u i m o r p h a. Противоречивость представлений о составе и филогенетических связях не обошли инфраотряд Anguimorpha, основу которых составляют вараноидные (Platynota) и веретеницевые (Diploglossa) ящерицы (рис. 29, а). Общую схему осложняют постоянно обсуждаемые гипотезы родства платинот с мозазаврообразными ящерицами и (или) змеями (например, Camp, 1923; McDowell, Bogert, 1954; Lee, 1997; Lee, Caldwell, 2000; Gauthier et al., 2012, и др.). Следует заметить, что эти представления построены на учете внешних сходств, в том числе по признакам, сформированным в связи с активными способами охоты и (или) питанием мелкими позвоночными животными (например, развитие удлиненных носовых отверстий, стрептогнатия, формирование складок дентина в основании заостренных зубов и др.). При этом спорными и не до конца понятными остаются филогенетические связи внутри собственно ангвиморф.

Неоправданные, с нашей точки зрения, сомнения в монофилетичности Diploglossa, создали почву для некоторых парадоксальных решений. Например, возникла гипотеза родства Shinisaurus (Xenosauridae s.l.) с Platynota (Conrad, 2006, 2008). Достаточно давно Anniella, которая сочетает в себе признаки Anguimorpha и таких групп, как Feyliniidae, Acontiidae и Dibamidae (Scincomorpha), стали рассматривать в родстве (или в составе) с Anguidae (Gauthier, 1982). Её близость с Xenosauridae также предполагалась (рис. 29, *а*).

Связи платинот без мозазавров и змей также не выглядят очевидными. Ч. Кэмп рассматривал ядозубов (Helodermatidae) в родстве не с варанами, а с диплоглоссами, что было исправлено позднее (Romer, 1956; McDowell, Bogert, 1954). Проблемными оказались поиски родства безухого варана (Lanthanotus borneensis), которого сближали с ядозубами (Romer, 1956; Caldwell, 1999; рис. 28, *в*), мозазавридами (McDowell, Bogert, 1954; рис. 29, а) и Varanidae (Estes et al., 1988; рис. 28, *г*). Последняя точка зрения ныне преобладает и сочетается с тенденцией к объединению семейств Varanidae и Lanthanotidae.

Рис. 29. Родственные связи семейств Anguimorpha по данным разных авторов: *а* – С. Макдоуэлл и Ч. Богерт (McDowell, Bogert, 1954); *б* – М. Кэлдуэлл (Caldwell, 1999); *в* – Р. Эстес (Estes et al., 1988).

Результаты геносистематики указывают на немонофилетичность платинот. Например, по некоторым из них ядозубы близки не к варанидам, а к ангвидам (Townsend et al., 2004), а по другим – они составляют сестринскую группу с монотипичными Anniellidae (Vidal, Hedges, 2005).

Текущую картину усложняют данные палеонтологии, особенно из позднего мела Монголии. Здесь ключевые находки представлены полночерепными материалами. Вместе с тем они проблемы филогенеза группы не проясняют, хотя указывают на высокое таксономическое разнообразие платинотных ящериц в прошлом.

Некоторые предложенные схемы (Gao, Norell, 1998; Conrad, 2008) допускают причудливое переплетение разных современных и ископаемых форм. При этом выделенные ранее ископаемые семейства (например, Parasaniwidae и Necrosauridae) потеряли своё значение вместе с представлением о наличии тупиковых эволюционных ветвей у платинот. Примечателен пример определения филогенетических связей крупной и достаточно полно сохранившейся Estesia mongoliensis Norell et al., 1992 из позднего мела Монголии, вызвавшей повышенный интерес и отклик. Последняя ящерица сближалась и с варанидами (Norell et al., 1992), и с ядозубами (в составе таксона Monstersauria: Gao, Norell, 1998), в то время как явно родственные ей Cherminotus Borsuk-Bialynicka, 1994 и Aiolosaurus Gao et Norell, 2000 (также из позднего мела Монголии) классифицированы вместе с довольно специфическим по строению черепа типовым родом современного семейства Lanthanotidae (Conrad, 2008). У Ж. Готье и др. (Gauthier et al., 2012) все ископаемые роды варанообразных ящериц из позднего мела Монголии, включённые в анализ, занимают положение базальных платинот.

2.3. Морфо-типологическая классификация макротаксонов

2.3.1. Проблема числа основных стволов ящериц

Т е к у щ а я п а р а д и г м а. Как было показано выше, текущая картина филогенеза ящериц является частью филогенеза сквамат и представляет собой кладистическое переизложение классификации Ч. Кэмпа в виде многочисленных вариантов. Заметим также, что новейшие работы по филогенезу сквамат фактически ведут к отрицанию частных результатов последних. Критические оценки предыдущих работ отсутствуют, поскольку новые конкурируют с ними только по переменным данным.

Процедуры, заложенные в кладизм и составляющие его суть, а именно, общий признаковый анализ, отдельные признаки и признаковые комплексы содержательного толка маскирует, поскольку в итоговые диагнозы таксонов они обычно не попадают, даже если на предыдущих этапах на них был сделан специальный акцент. Эти и другие нюансы фактически ограничивают возможность решить “вечные” проблемы происхождения, например, змей и амфисбен. Интересно, что сами эти проблемы в кладистических работах подаются так, будто требуют только обоснования с точки зрения поиска конкретного предка в составе ящериц на основе отдельных признаков сходства без рассмотрения самой возможности родства такого типа. Вместе с тем отсутствие удовлетворительного и однозначного обоснования происхождения “продвинутых” сквамат может означать также и происхождение всех их групп от общего предка. Сделать этот вывод систематики-кладисты не способны в силу ряда специфических предустановок используемого ими метода анализа.

Вывод геносистематиков о родстве змей и игуаноморф отвести можно только через оценку отличий, т.е. с помощью сравнительно-морфологического анализа рецентных и ископаемых данных. Подобный подход способен также опровергнуть и представление о базальности ящериц по отношению к другим скваматам, возникшее без учёта представлений об амфикинетизме. Содержательное обсуждение данной проблемы требует всестороннего анализа ключевых морфологических признаков, о которых говорилось в главе I.

Если в классификации Ч. Кэмпа ящерицы разделены на два ствола, то в большинстве современных кладистических работ принято их деление на четыре последовательно ветвящиеся линии (инфраотряды). На шесть линий ящерицы разделены в классификации Ж. Готье и др. (Gauthier et al., 2012). Однако число последних – это не реальное число реализации основных направлений эволюционного разнообразия ящериц, а пункт минимизации противоречий анализа. Иначе говоря, текущая картина филогенеза представляет собой временный консенсус, который в любой момент может быть нарушен путём введения в анализ новых методических установок или каких-либо “революционных” признаков по ранее неизвестным данным, включая ископаемые находки.

С нашей точки зрения, последовательный учёт морфологических данных позволяет подойти к другому решению задачи по определению числа основных таксонов и их родственных связей.

Закономерности морфологических изменений у ящериц и классификация. Вопрос о числе основных стволов ящериц в нашей собственной исследовательской практике возник при изучении довольно необычного и морфологически разнообразного таксона Macrocephalosauria из позднего мела Монголии (Алифанов, 2000). Предшествующие авторы противоречиво сближали представителей этой группы то с игуаниями (Gilmore, 1943), то со сцинкоморфами вообще (Sulimski, 1975) или с макротейидами в частности (Estes, 1983a). Попытки найти объективные доказательства в пользу той или иной точки зрения обнаружили бóльшую правоту самой первой гипотезы, поскольку для макроцефалозавров устанавливается игуаноморфный тип строения чешуйчатых костей и агамо-хамелеоновый тип строения нижней челюсти, на что большинство исследователей внимания не обратили или не придали соответствующим особенностям значение производных признаков. Однако если эти признаки существенны, то возникает проблема исходного разнообразия таксона Iguania, который обычно признаётся архаичным по сравнению с другими группами ящериц. При этом введение в систему нового таксона группы отряда, на что макроцефалозавры, как отмечалось, могут претендовать из-за морфологического своеобразия и высокого разнообразия, нарушает сложившуюся на тот момент кладистическую кон-

струкцию классификации ящериц в виде четырёх крупных ветвей (Estes et al., 1988; рис. 23, *в*). В частности, сближение макроцефалозавров с игуаниями допускает потенциальную дихотомичность общего филогенетического ствола. Такой взгляд возвращает нас к ранним классификациям Ч. Кэмпа (Camp, 1923) или В.Б. Суханова (1961).

Ныне углублённое исследование этой проблемы показало, что макроцефалозавры проявляют сходство не только с игуаниями вообще, а, как было отмечено, с одной их эволюционной ветвью – “хамелеонами”. Соответствующая этому филогенетическая гипотеза уже ставит вопрос о характере морфологического сходства основных стволов современных игуаний друг с другом. Не исключено, что принятые ныне для последней группы диагностические признаки (непарность лобной кости с положением теменного отверстия на границе лобно-теменного шва или тенденция к редукции заднелобной кости с одновременным развитием медиального отростка заглазничных костей) сложились в результате параллельной эволюции. В этом случае на их место следует выдвинуть детали строения нёбного комплекса и нижней челюсти, которые, по нашим наблюдениям на всех доступных материалах, показывают раннее появление и консервативность. Интересно, что в практике других исследователей эта проблема не поднимается, а все провоцирующие на её обсуждение формы классифицируются в составе сцинкоморф в виде их нетипичных представителей. В качестве хранилища проблематиков таксон Scincomorpha, при отсутствии возможности сформулировать чёткий диагноз этой группы, использовался, как было показано выше, и ранее.

Интересно, что значимые для классифицирования крупных таксонов ящериц признаки удаётся выявить не только с помощью палеонтологических данных, но и при сравнении черепов современных форм, например, специализированно роющих ящериц из инфраотрядов Anguimorpha (Anniellidae), Scincomorpha (Dibamidae, Acontiidae), Gekkota (Pygopodidae). У представителей этих групп параллельно формируется комплекс однотипных преобразований черепа (например, удлинение затылочно-теменного отдела черепа, редукция мембранной части мозговой капсулы, массивность слуховых костей, укороченный зубной ряд и др.). Среди отличий обращают на себя внимание строение височных дуг, небного комплекса, нижней челюсти, а также наличие и форма остеодерм.

Для наших исследований оказался также интересен опыт изучения ящериц инфраотряда Anguimorpha, в составе которого были выделены таксоны Platynota (Varanoidea) и Diploglossa (Anguioidea), близкие по уникальному типу строения нижней челюсти, но отличные по типам фенестрации нёба. Такой же комплекс особенностей у хамелеоморфных ящериц (“хамелеонов” и макроцефалозавров) подвел нас к гипотезе о сходной таксономической структуре всех инфраотрядов ящериц.

В свете этих данных справедливость нашей частной гипотезы в отношении макроцефалозавров мы попытались подтвердить попыткой подбора для “игуан” и “агам” таких же групп, какой представляются макроцефалозавры для “хамелеонов”. Задача оказалась решаемой. При этом “новые” игуании выглядят не архаичными таксонами, а олицетворяют собой альтернативное направление морфологической эволюции современных линий, поскольку они, в отличие от последних, обладают иным типом строения нёбного комплекса: не диплоглоссопалатинарностью, а платинотопалатинарностью. Заметим ещё раз, что оба типа нёба не могут быть сведены друг к другу непосредственно, поскольку представляют собой морфотипологические состояния разных ветвей семогенетического дерева (рис. 13). Установленная закономерность на практике указывает на справедливость нашей догадки о возможной ангвиморфообразной структуре всех инфраотрядов ящериц. Она же позволяет допустить не мозаичное, а регулярное формирование сходных преобразований в эволюции игуаний. Факт трёхкратного изменения типов строения нёба как в сторону платиното-, так и в сторону диплоглоссопалатинарности убеждает нас в том, что традиционные “семейства” игуаний представляют собой лишь части трёх отдельных эволюционных ветвей этой группы.

Одна из этих ветвей, повторим, представлена платинотопалатинарными Teiidae s.str. (Teiidae, Tupinambidae) и диплоглоссопалатинарными Iguanidae s.l. Последние нами филогенетически сближены с Mosasauria, которые показывают не только сходство с варанообразными ящерицами, но и несут немало признаков игуаний (для большинства исследователей это обстоятельство осталось незамеченным). Две сестринские ветви других игуаний в одном случае включают платинотопалатинарных Macrocephalosauria (Gilmoreteiidae, Cherminsauridae, Mongolochamopidae, Pyramicephalosauridae) и диплоглоссопалатинарных Chamaeleonidae, а в другом – платинотопалатинарных Polyglyphanodontia (Polyglyphanodontidae, Adamisauridae) и диплоглоссопалатинарных Agamidae s.l.

Перемещение ряда проблематиков из сцинкоморф в состав игуаний позволяет также иначе взглянуть на оставшуюся часть первой группы, в рамках которой нетипичными выглядят представители такого традиционного семейства, как Lacertidae. По строению нижней челюсти они проявляют сходство (на что, как и в описанном выше случае с мозазаврами, ранее почти не обращалось внимания) с Gymnophthalmidae (микротейиды) и Feyliniidae, а также с геккотами (Gekkota). Большая часть перечисленных таксонов обладает диплоглоссопалатинарностью (Lacertia). У платинотопалатинарных в целом геккот иногда выявляется постпалатинарность. Для объединения Lacertia и Gekkota нами был предложен инфраотряд Lacertognatha.

С точки зрения наших данных и рассуждений, разнообразие Scincomorpha выглядит переоценённым, а разнообразие Iguania оказалось более высоким, чем это может показаться по современным данным. Кроме этого, игуании предстают как равноценный по разнообразию Scincogekkonomorpha ствол.

Описанный выше подход и созданный с его помощью первый вариант нашей классификации ящериц (Алифанов, 2000) перешёл с изменениями в её второй вариант (Алифанов, 2012б). В нём акцент интереса был перенесён с игуаний на всех ящериц. В связи с этим структура общей схемы отчасти была упрощена (главным образом, для сцинкогеккономорф), а ранги некоторых групп пересмотрены. Ранжированные подотрядами Scincogekkonomorpha и Iguania, как и в первом варианте, разбиты на три инфраотряда, каждый из которых, в свою очередь, подразделён на две (редко три) ветви (микроотряды). Последние за некоторыми исключениями отличаются друг от друга одним из двух типов строения нёбного комплекса. В новом варианте изменения коснулись и таких частностей, как например, отказ от рассмотрения в общей классификации с ящерицами не только змей, что было сделано раньше, но и амфисбен, которые, как и змеи, морфологически выглядят особым таксоном сквамат. Ряд неточностей первого варианта был обусловлен недоучётом именно этого обстоятельства.

В составе игуаний, в частности, выделен новый микроотряд – Priscagamia (Chamaeleomorpha), который предстаёт сестринской группой современных Rhiptoglossa (Chamaeleonidae). Пересмотрена филогенетическая связь таксона Mosasauria в пользу его непосредственной связи с игуаноморфами из-за общего для них типа нёба. Итоговая классификационная конструкция Iguania включает три инфраотряда: Iguanota (микротряды Teiumorpha, Mosasauria, Iguanomorpha), Chamaeleomorpha (Macrocephalosauria, Priscagamia, Rhiptoglossa) и Agamognatha (Polyglyphanodontia, Pachyglossa). Таксон Teiumorpha соответствует Teiidae s.l., Iguanomorpha – Iguanidae s.l., Rhiptoglossa – Chamaeleonidae, а Pachyglossa – Agamidae s.l.

В составе Scincogekkonomorpha изменения более всего коснулись инфраотряда Scincomorpha, который удаётся разделить не на три, как предполагалось раньше, а на два микроотряда: платинотопалатинарных Xantusiomoropha и диплоглоссопалатинарных Leptoglossa. Другие инфраотряды сцинкогеккономорф также представлены двумя микроотрядами, отличными друг от друга по типу строения нёбного комплекса: Lacertognatha (Gekkota и Lacertia) и Anguimorpha (Platynota и Diploglossa). В целом по таксономической структуре сцинкогеккономорфы совпадают с игуаниями, что косвенно подтверждает нашу гипотезу разделения ящериц на два равноценных по разноообразию ствола.

Практика изучения микроотрядов в составе игуаний и сцинкогеккономорф указывает на их большое внутреннее таксономическое разнообразие и возможность выделения в составе этих таксонов надсемейств.

Опыт создания нашей морфо-типологической классификации, несмотря на парадоксальность некоторых её положений с точки зрения кладистических представлений, оказался учтён ещё на уровне первого варианта в ряде последних филогенетических исследованиях путём использования некоторых выделенных нами семейств и таких крупных таксономических подразделений, как Polyglyphanodontia и Mosasauria (Gauthier et al., 2012).

2.3.2. Новый вариант классификации макротаксонов. Представленный ниже третий вариант классификации ящериц (рис. 30) призван устранить недостатки двух предыдущих. Если их создание было продиктовано трудностями определения ископаемых форм в рамках текущих представлений, которые сложились постепенно на основе рецентных данных, то последняя исходит из верности предшествующего подхода (монофилетичность ящериц, их дивергенция на два ствола с разделением каждого на три ветви, в рамках которых несколько раз повторяются основные типы строения нёба), но более точно увязывает друг с другом гипотезы родства всех таксонов до семейства. Строже задействованы ресурсы, которые предоставляют данные о комплексных и регулярных параллелизмах, позволяющие содержательно подойти не только к общей классификации ящериц, но и её отдельных узлов.

В частности, в новом варианте ревизовано положение и таксономические ранги ряда трудноотличимых друг от друга форм и групп, которые у ящериц наглядно проявляются среди специализированно роющих ящериц из-за решения дилеммы большей значимости при реконструкции филогенеза признаков слуховой области и нёба в пользу последних (это противоречит практике изучения других групп тетрапод, например, млекопитающих). Более последовательно учтены данные по остеодермам, отсутствие или наличие которых позволяет обсудить родство ряда таксонов. Иначе решена проблема филогенетических связей инфраотрядов в составе Scincogekkonomorpha в пользу сестринской связи Scincomorpha и Lacertognatha, пересмотрены и уточнены детали филогенеза таких таксонов, как Iguanomorpha (Iguania) и Anguimorpha (Scincogekkonomorpha), а также ряда ископаемых групп. Общая классификация нами может быть дополнена реконструкцией филогенезов принятых микроотрядов.

Для введения новой классификации нам осталось представить некоторые необходимые комментарии к её узловым моментам. Подробные диагнозы таксонов и некоторые частные детали их изучения приведены также в систематической части (глава III).

Рис. 30. Морфо-типологическая классификация макротаксонов ящериц.

Ф и л о г е н е т и ч е с к и е с в я з и и н ф р а о т р я д о в. В рамках Iguania данная задача фактически решена давним признанием несомненного родства между семействами Chamaeleonidae и Agamidae s.l. Заметим, что за ними стоят такие обширные группы, как Chamaeleomorpha и Agamognatha, родство которых не может быть подтверждено только сходством зубной системы или, добавим, присущего им рострального разрастания угловых костей. Признак, объединяющий эти инфраотряды, – расположение супраангулярного отростка зубных костей дорсальнее супраангулярного отверстия. Среди ящериц он представляется уникальным.

Как нами уже отмечалось, зубные кости в филогенезе ящериц удлиняются в окципитальном направлении. Однако этот процесс происходит по-разному. Если у агамо-хамелеоновой части игуаний супраангулярный отросток проходит выше переднего супраангулярного отверстия, то у других их групп зубные кости остаются либо укороченными (мозазавро-тейюморфный тип), либо разрастаются окципитально ниже переднего супраангулярного отверстия (игуаноморфный тип; рис. 31, *а*). Разнообразие Iguanota поглощает носителей архаической и одного из двух вариантов продвинутой стадии строения нижней челюсти. В сравнении с ними агамо-хамелеоновая линия игуаний достигает большого таксономического разнообразия на фоне сходства признаков обсуждаемой морфологической системы.

Если удлинение зубных костей принять за ключевой признак, то развитие короноидного отростка или глубокой вырезки между супраангулярным и ангулярным отростками зубных костей, а также формированием лабиального отростка венечных костей – признаки второстепенного порядка. Именно это подтверждает разная степень развития длины и способов разрастания зубных костей в рамках самых разных таксонов игуаний. Данная закономерность может быть перенесена и на схему, относящуюся к Scincogekkonomorpha (рис. 31, *б*). В таком случае базальной частью последнего таксона следует считать инфраотряд Anguimorpha, у представителей которого зубная кость за уровень центра венечных костей или переднего супраагулярного отверстия обычно не распространяется. Его филогенетическое положение в составе Scinocogekkonomorpha аналогично положению Iguanota в составе Iguania.

Продвинутость строения основных типов нижней челюсти у Scincogekkonomorpha по степени удлинения зубной кости позволяет говорить о возможной сестринской связи Lacertognatha и Scincomorpha (ранее эта проблема нами представлялась иначе: Алифанов, 2012б). По родству они аналогичны Chamaeleomorpha и Agamognatha в составе Iguania (рис. 30).

A n g u i m o r p h a (рис. 30, 32). В этом классическом инфраотряде ящериц, с характерным для его представителей строением нижней челюсти (ангвиморфный тип), микроотряд Platynota представлен несколькими современными семействами: Varanidae, Helodermatidae, Lanthanotidae и Anniellidae. Все они, кроме платинотопалатинарности, обладают довольно однообразной морфологией костей крыши черепа, нижней челюсти и зубной системы. Таксономическое разнообразие группы определяется по наличию или отсутствию остеодерм, височных и заглазничных дуг. Если использовать опыт изучения и классификации других сцинкогеккономорф, то устанавливается филогенетическая близость современных Helodermatidae с ископаемыми Parasaniwidae и Necrosauridae. Для всех трёх групп характерен обычно сплошной остеодермальный покров головы и тела.

Рис. 31. Семофилетические связи типов нижней челюсти в составе Iguania (*а*) и Scincogekkonomorpha (*б*).

Изолированные остеодермы головы имеют место у монотипичных Lanthanotidae (Maisano et al., 2002), что сближает эту группу с ядозубами. Однако ещё больше безухий варан проявляет сходств с обладающим комплексом роющих признаков, включая безногость, Anniellidae, положение которых в системе ангвиморф, как отмечалось выше, спорно. Anniellidae и Lanthanotidae представляют, с нашей точки зрения, отдельный эволюционный ствол, сестринский по отношению к Helodermatoidea.

Архаичными членами надсемейства Varanoidea являются позднемеловые Saniwididae, а продвинутыми по развитию стрептогнатии – позднемеловые Cherminotidae и современные Varanidae. Последнее семейство характеризуется крупными надглазничными костями, утратой связи пре- и заднелобных костей, парностью слёзных отверстий, укрупненным мыщелком туловищных позвонков и др.

В составе Diploglossa нами выделяются надсемейства Xenosauroidea и Anguoidea. Основу первого составляют Xenosauridae s.l., известные в современности и палеонтологически. Группа, кроме диплоглоссопалатинарности, характеризуется непарной лобной костью, развитием головных остеодерм и одновременно безостеодермностью туловищной области. Судя по ряду ископаемых находок, к ним близки юрско-ранемеловые Dorsetisauridae, причём последние проявляют сходство с современным Shinisaurus по острым, симметричным и уплощённым верхушкам зубов (у Xenosaurus и его ближайших родственников на зубах выражено ростральное плечо). Гипотеза родства Dorsetisauridae и Shinisaurus позволяет считать традиционных Xenosauridae немонофилетичной группой. Их, в таком случае, следует разделить на Xenosauridae s.str. и Shinisauridae, как иногда принимается (Bever et al., 2005; Conrad, 2008). В отличие от Xenosauroidea, все представители надсемейства Anguioidea несут остеодермальный панцирь. Последняя группа исключительно неоднородна и требует ревизии. Нами надсемейство рассматривается традиционно в виде мел-палеогеновых Glyptosauridae и современных Anguidae.

S c i n c o m o r p h a (рис. 30, 33). Этот инфраотряд легко узнаваем по строению нижней челюсти, определяемой нами в соответствующий ему сцинкоморфный тип, который может иметь отклонение от типичной схемы только незначительными деталями. Платинотопалатинарными в составе группы являются представители микроотряда Xantusiomorpha, а диплоглоссопалатинарными – Leptoglossa. Обе группы разнообразны таксономически.

Платинотопалатинарность отмечается, кроме Xantusiidae, у современных Dibamidae и у ископаемых Eoxantidae, Slavoiidae и Hodzhakuliidae. Последние три семейства отмечаются в мелу Центральной Азии и составляют родственную группу, судя по наличию у них верхних височных окон. Наиболее архаичными в составе микроотряда являются Xantusiidae, обладающие анапсидным черепом, а наиболее специализированными и, видимо, рано уклонившимися от остальных групп – Dibamidae, несущие роющий комплекс признаков. Семейства Xantusiidae и Dibamidae могут быть использованы в качестве типовых в соответствующих надсемействах, чем предполагается их древность и большое разнообразие в прошлом.

Рис. 32. Родственные связи и классификация семейств в инфраотряде Anguimorpha.

В составе Leptoglossa центральным является надсемейство Scincoidea. Его типовое семейство – Scincidae – по составу примерно соответствует традиционному пониманию, за исключением уклонившихся и обладающих специализированным роющим комплексом признаков семейства Acontiidae. Для всех сцинкоидных ящериц характерен сплошной остеодермальный панцирь из перекрывающихся сложносоставных остеодерм, имеющих округлую форму. Два семейства отличаются также строением верхних височных дуг, которые у Scincidae испытывают тенденцию к уплощению и сокращению площади просвета височных отверстий. У некоторых Acontiidae височные дуги вторично утрачены.

Рис. 33. Родственные связи и классификация семейств в инфраотряде Scincomorpha.

Сестринское родство со сцинкоидами формируют Cordyloidea, в состав которых мы включаем юрско-меловых Paramacellodidae и современных Cordylidae s.l. Для последних семейств характерны прямоугольные остеодермы туловища (у парамацеллодид они формируют сплошной панцирь). Краниологические отличия между ними состоят в фенестрации височной части крыши черепа: она выражена у ископаемого семейства и отсутствует у современного. Ещё одно юрско-меловое надсемейство лептоглосс – Ardeosauroidea – включает семейства Ardeosauridae, Globauridae и Carusiidae. Их объединяет полное отсутствие остеодерм головы и туловища. Друг от друга ардеозавроидные семейства отличаются деталями строения передней части височных дуг и зубной системы.

L a c e r t o g n a t h a (рис. 30, 34). Место этого инфраотряда в кладистических построениях занимают платинотопалатинарные Gekkota, которые являются только его платинотопалатинарной частью. Центральная группа геккот – Gekkonidae s.l. – современные классификации, как отмечалось выше, разделяют на несколько. Однако все они не диагностируются краниологически, в отличие от Pygopodidae, обладающих комплексом роющих признаков. По нашим данным, традиционные Gekkonidae s.l. включают в себя, по крайней мере, два эволюционных направления. На эту мысль наводят ископаемые данные из Монголии, которые указывают на то, что в одной их линии опережающими темпами шла тубуляризация лобной кости (путём смыкания их ольфакторных отростков), как у раннемелового Hoburogekko suchanovi Alifanov, 1989, а в другой – зубных костей, как у позднемелового Gobekko cretacicus Borsuk-Białynicka, 1990. Если так, то современные “гекконы” представляют собой смесь двух семейств или надсемейств, представители которых достигли полного краниологического совпадения.

Рис. 34. Родственные связи и классификация семейств в инфраотряде Lacertognatha.

Диплоглоссопалатинарный тип в составе лацертогнат представляет микроотряд Lacertia, который включает семейства Lacertidae и Gymnophthalmidae, распространённые в Старом Свете и в Южной Америке соответственно. К микроотряду мы также относим африканских Feyliniidae, считавшихся ранее сцинкоидами. Последние по роющему комплексу признаков аналогичны Pygopodidae среди Gekkota, или Acontiidae и Dibamidae среди Scinocomorpha. В отличие от других лацертогнат, фейлинииды обладают туловищными остеодермами сцинкоидного типа.

I g u a n o t a (рис. 30, 35). Платинотонёбную ветвь игуанот представляют Teiumorpha (макротейиды). Для них характерны лабиальный отросток венечных костей и субплевродонтный тип прикрепления. Tupinambidae демонстрируют трёх- и (или) двухвершинные зубы.

В числе диплоглоссопалатинарных игуанот мы рассматриваем два таксона: Mosasauria и Iguanomorpha.

Рис. 35. Родственные связи и классификация семейств в микроотрядах Teiumorpha и Mosasauria (Iguanota).

Мозазавры внешне сходны с тейюморфами по строению височных дуг и зубных костей, но имеют другой тип нёба (они также отличны по типу нёба от платинот, с которыми их традиционно связывают). Для этой группы характерны острые и нередко загнутые назад зубы, внешне сходные с зубами платинотных ангвиморф. Кроме специализированно водных Mosasauroidea (Mosasauridae, Aigialosauridae, Dolichosauridae), среди мозазавров существовала их наземная или околоводная линия в виде семейств Bavarisauridae, Paravaranidae и Huehuecuetzpallidae fam. nov. Последняя группа более специализирована по строению позвонков в виде наличия у них зигосфенов и зигантров.

Микроотряд Iguanomorpha (Iguanidae s.l.) представлен большим числом современных и ископаемых семейств.

Рис. 36. Направления преобразований передней части височных дуг у игуаний на примере Iguanomorpha из позднего мела Монголии: *а* – Temujinia ellisoni Gao et Norell, 2000 (Temujiniidae), *б* – Igua minuta Borsuk-Bialynicka et Alifanov, 1991 (Phrynosomatidae), *в* – Polrussia mongoliensis Borsuk-Bialynicka et Alifanov, 1991 (Polrussiidae).

Главные морфотипические признаки игуаноморф (Iguanidae s.l.) заключены в удлинении заднего края и тубулярности их зубных костей. Последняя сформирована путём смыкания краёв субдентального гребня и нижнего края вокруг меккелева канала. Группа может быть разделена на серию надсемейств, которые фактически дублируют друг друга по вариантам строения отростков заднего края зубных костей. Отличить их можно по строению височных дуг (рис. 36), среди которых выделяются ископаемые Temujiniidae (у них заднелобная кость крупная и несёт, в отличие от остальных игуаноморф, теменной и раздвоенный латеральный отростки; с последними контактирует короткий медиальный отросток заглазничных костей; рис. 36, *а*), а также по состоянию тубулярности зубной кости (неполной: медиальный шов или даже широкая щель сохраняются; полной: зубные кости срастаются без сохранения следов шва) и строению венечной кости (рис. 37).

Не менее важно и то, что некоторые состояния супраангулярного отростка зубной кости (укороченное, нормальное и удлинённое) формировались у игуаноморф параллельно и неоднократно. Строение лабиального отростка венечных костей также помогает охарактеризовать морфологически отдельные группы. Всё разнообразие строения нижнией челюсти игуаноморф может быть выстроено в три семогенетические линии; рис. 37). Вместе с ископаемыми данными из Центральной Азии они позволяют представить игуаноморф в виде четырёх надсемейств. Из них монотипичные Temujinioidea занимают обособленное от остальных положение, а Corytophanoidea и Iguanoidea продвинуты по отношению к Phrynosomatoidea (рис. 38) по полной тубулярности. Для игуаноидей характерен крупный лабиальный отросток венечной кости.

C h a m a e l e o m o r p h a (рис. 30, 39). В отличие от агамогнат, хамелеоморфы характеризуются скульптурой костей черепа, отсутствием короноидного отростка зубных костей и разной степенью развития лабиального отростка венечных костей. Последний признак отсутствует полностью у современных Chamaeleonidae.

Рис. 37. Преемственность типов (от укороченного к нормальному и удлиненному) зубной кости в разных линиях современных Iguanomorpha у групп с неполной (*а*) и полной (*б, в*) тубулярностью зубной кости и разными вариантами строения лабиального отростка венечных костей. Обозначения: A.e. – Anolis equestris (Anolidae), A.f. – †Acipion formosum Cope, 1873 (Opluridae), C.c. – Crotaphytus collaris (Crotaphytidae), Ch. m. – Chalarodon madagascarensis, L.s. – Leiocepalus sp. (Leiocephalidae), O.s. – Oplurus sp. (Opluridae), P.c. – Phrynosoma cornutum (Phrynosomatidae), P.m. – †Polrussia mongoliensis Borsuk-Bialynicka et Alifanov, 1991 (Polrussiidae), P.mr. – Polychrus marmoratus (Polychrotidae), S.m. – Sceloporus magister (группа Sceloporus), S.s. – Sauromalus obesus (Iguanidae s.str.), T.t. – Tropidurus torquatus (Tropiduridae), U.n. – Uma notata (песчаные ящерицы); T1, T2 – схематичные изображения поперечного среза через зубную кость, показывающие неполную (T1) и полную (T2) тубулярность.

Платинотопалатинарным в составе Chamaeleomorpha является микроотряд Macrocephalosauria. Эта группа отличается специфическим строением костей височных дуг, в частности, крупными заднелобными костями, сходными по строению с Temujiniidae (рис. 36, *а*). Часть макроцефалозавров (Mongolochamopoidea) напоминает внешне современных макротейид зубной системой, в том числе субплевродонтным типом прикрепления и трёхвершинностью (симметричной и без наличия двухвершинной серии) зубов, а часть (Gilmoreteioidea) – растительноядных игуан, по крупным размерам и многовершинным зубам (рис. 22, 23). Некоторые Gilmoreteioidea формируют серию клыкообразных зубов (Gilmoreteiidae) или утолщенные в основании и развёрнутые поперечно оси челюсти ряд уплощённых вершинок (Cherminsauridae).

Рис. 38. Родственные связи и классификация семейств в микроотряде Iguanomorpha.

Диплоглоссопалатинарными в составе инфраотряда являются микроотряды Rhiptoglossa (Chamaeleonidae) и Priscagamia. Последний включает южноамериканских Hoplocercidae (обычно классифицируются в составе игуаноморф) и ряд ископаемых семейств, среди которых у позднемеловых Priscagamidae зубы по строению сходны с зубами современных Agamidae s.str. Семейство Pleurodontagamidae характеризуется лопаткообразными и сохраняющими сменность зубами, а Gladidengamidae fam. nov. – ромбовидным медиально контуром зубов и утратой их сменности. Аналогичный морфотипологический ряд представлен у ящериц таксона Pachyglossa (рис. 20). У всех прискагамий развит широкий лабиальный отросток венечных костей, который отсутствует у Chamaeleonidae.

Рис. 39. Родственные связи и классификация семейств в инфраотряде Chamaeleomorpha.

A g a m o g n a t h a (рис. 30, 40). Для группы специфично строение зубных костей, на которых выражен обычно хорошо заметный короноидный отросток, что дополняется отсутствием лабиального отростка венечных костей и скульптуры на покровных костях крыши черепа.

Платинотопалатинарную ветвь инфраотряда представляют позднемеловые Polyglyphanodontia, особенность которых состоит в наличии поперечно расширенных оснований зубов. В отличие от монотипичных Adamisauridae, у Polyglyphanodontidae наблюдается разнообразие по строению верхушек зубов. Последние поперечно расширены, гребневидные, двух- и многовершинные. О разнообразии других признаков судить сложно, поскольку большая часть видов данного семейства представлена фрагментарными остатками.

Рис. 40. Родственные связи и классификация семейств в инфраотряде Agamognatha.

В микроотряд Pachyglossa мы включаем только диплоглоссопалатинарных по типу фенестрации нёбного комплекса группы. Представители последних, кроме того, всегда обладают уплощёнными лабиолингвально зубами. В таксон входят современные семейства Uromastycidae и Agamidae. Эти группы продвинуты по гетеродонтии, причём у Uromastycidae она неполная из-за отсутствия верхнечелюстных “клыков”. Из числа ископаемых пахиглосс позднемеловые Isodontosauridae сохраняют округлое основание и сменность зубов, а палеогеновые Changjiangosauridae отличаются субплевродонтным типом прикрепления и отсутствием регулярной гемиплевродонтии, которая характерна для современных семейств. По строению зубной системы семейства Isodontosauridae и Changjiangosauridae аналогичны семействам Pleurodontagamidae и Gladidengamidae fam. nov. в составе хамелеоморфных Priscagamia.

2.3.3. Классификация ящериц до уровня семейств.

О Т Р Я Д L A C E R T I L I A O W E N, 1 8 4 2

ПОДОТРЯД SCINCOGEKKONOMORPHA SUKHANOV, 1961

И н ф р а о т р я д Anguimorpha Fürbringer, 1900

М и к р о о т р я д Platynota Dumeril et Bibron, 1836

Надсемейство Helodermatoidea Gray, 1837

†Семейство Necrosauridae Hoffstetter, 1943

Семейство Helodermatidae Gray, 1837

†Семейство Parasaniwidae Estes, 1964

Надсемейство Annielliodea Gray, 1825 n. comb.

Семейство Anniellidae Gray, 1825

Семейство Lanthanotidae Mcdowell et Bogert, 1954

Надсемейство Varanoidea Hardwicke Et Gray, 1824

†Семейство Saniwididae Alifanov, 2012, nov. comb.

†Семейство Cherminotidae Alifanov, 2000

Семейство Varanidae Hardwicke et Gray, 1824

М и к р о о т р я д Diploglossa Cope, 1864

Надсемейство Xenosauroide Cope, 1886 n. comb.

†Семейство Dorsetisauridae Hoffstetter, 1967

Семейство Xenosauridae Cope, 1886

Семейство Shinisauridae Ahl, 1930

Надсемейство Anguioidea Gray, 1825

Семейство Anguidae Gray, 1825

†Семейство Glyptosauridae Marsh, 1872

И н ф р а о т р я д Scincomorpha Camp, 1923

М и к р о о т р я д Xantusiomorpha Alifanov, 2000

Надсемейство Xantusioidea Baird, 1859

Семейство Xantusiidae Baird, 1859

Надсемейство Dibamoidea Boulenger, 1884

Семейство Dibamidae Boulenger, 1884

Надсемейство Slavoioidea Alifanov, 1993

†Семейство Eoxantidae Alifanov, 2000

†Семейство Slavoiidae Alifanov, 1993

†Семейство Hodzhakuliidae Alifanov, 1993

М и к р о о т р я д Leptoglossa Cope, 1900

Надсемейство Ardeosauroidea Camp, 1923

†Семейство Globauridae Alifanov, 2000

†Семейство Ardeosauridae Camp, 1923

†Семейство Carusiidae Borsuk-Bialynicka, 1987

Надсемейство Cordyloidea Gray,1837

Семейство Cordylidae Gray,1837

†Семейство Paramacellodidae Estes, 1983

Надсемейство Scincoidea Oppel, 1811

Семейство Scincidae Oppel, 1811

Семейство Acontiidae Gray, 1845

И н ф р а о т р я д Lacertognatha Alifanov, 2000

М и к р о о т р я д Gekkota Cuvier, 1817

Надсемейство Gekkonoidea Gray, 1825

Семейство Gekkonidae Gray, 1825 (sensu lato)

Надсемейство Pygopodoidea Gray, 1825

Семейство Pygopodidae Gray, 1825 (sensu lato)

М и к р о о т р я д Lacertia Alifanov, 1993

Надсемейство Gymnophthalmoidea Merrem, 1820

Семейство Lacertidae Bonaparte, 1831

Семейство Gymnophthalmidae Merrem, 1820

Надсемейство Feylinioidea Camp, 1923

Семейство Feyliniidae Camp, 1923

ПОДОТРЯД IGUANIA LATREILLE, 1825

И н ф р а о т р я д Iguanota Alifanov, 2000

М и к р о о т р я д Teiumorpha Alifanov, 2000

Семейство Teiidae Gray, 1827

Семейство Tupinambidae Daudin, 1802

М и к р о о т р я д Mosasauria Marsh, 1880

Надсемейство Mosasauroidea Gervais, 1853

†Семейство Dolichosauridae Gervais, 1859

†Семейство Mosasauridae Gervais, 1853

†Семейство Aigialosauridae Kramberger, 1892

Надсемейство Bavarisauroidea Kuhn, 1961

†Семейство Bavarisauridae Kuhn, 1961

†Семейство Paravaranidae Borsuk-Bialynicka, 1984

†Семейство Huehuecuetzpallidae Alifanov fam. nov.

М и к р о о т р я д Iguanomorpha Fürbringer, 1900

Надсемейство Temujinioidea Alifanov, 2012

†Семейство Temujiniidae Alifanov, 2012

Надсемейство Phrynosomatoidea Fitzinger, 1983

Семейство Phrynosomatidae Fitzinger, 1843

†Семейство Arretosauridae Gilmore, 1943

Семейство Crotaphytidae Smith et Brodie, 1982

Семейство Opluridae Moody, 1983

Надсемейство Iguanoidea Oppel, 1811

†Семейство Polrussiidae Alifanov, 2017

Семейство Corytophanidae Fitzinger, 1843

Семейство Polychrotidae Fitzinger, 1843

Семейство Tropiduridae Bell, 1843

Надсемейство Iguanoidea Oppel, 1811

Семейство Iguanidae Oppel, 1811

Семейство Anolidae Cope, 1864

Семейство Leiocephalidae Frost et Etheridge, 1989

И н ф р а о т р я д Chamaeleomorpha Fürbringer, 1900

М и к р о о т р я д Macrocephalosauria Alifanov, 2000

Надсемейство Mongolochamopoidea Alifanov, 1993

†Семейство Mongolochamopidae Alifanov, 1993

†Семейство Pyramicephalosauridae Alifanov, 1993

Надсемейство Gilmoreteioidea Langer, 1998

†Семейство Gilmoreteiidae Langer, 1998

†Семейство Cherminsauridae Alifanov, 2000

М и к р о о т р я д Priscagamia Alifanov, 2012

Семейство Hoplocercidae Frost et Etheridge, 1989

†Семейство Pleurodontagamidae Alifanov, 1996

†Семейство Gladidengamidae Alifanov, fam. nov.

†Семейство Priscagamidae Borsuk-Bialynicka et Moody, 1984

Микроотряд Rhiptoglossa Weigmann, 1834

Семейство Chamaeleonidae Rafinesque, 1815

И н ф р а о т р я д Agamognatha Alifanov, 2000

М и к р о о т р я д Polyglyphanodontia Alifanov, 2000

†Семейство Adamisauridae Sulimski, 1978

†Семейство Polyglyphanodontidae Gilmore, 1942

М и к р о о т р я д Pachyglossa Cope, 1900

†Семейство Isodontosauridae Alifanov, 1993

†Семейство Changjiangosauridae Hou, 1976

Семейство Uromastycidae Theobald, 1868

Семейство Agamidae Spix, 1825

ГЛАВА III. СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

3.1. К истории изучения ящериц Центральной Азии

3.1.1. Из истории палеонтологических открытий. История изучения ископаемых ящериц началась около 1766 г. с открытия фрагментов скелета гигантской морской ящерицы Mosasaurus hoffmanni (Mosasauridae) рабочими известнякового карьера недалеко от голландского города Маастрихта. Находка попала в частную коллекцию и оказалась забытой (ныне хранится в Музее Тейлерса в г. Хаарлеме). Известность с самого начала получил второй образец из того же местонахождения, обнаруженный в интервале от 1770 до 1774 гг. Это был череп около метра в длину, несущий вытянутые челюсти с крупными и острыми зубами. Спустя некоторое время ископаемая находка попала в Национальный музей естественной истории в Париже, благодаря бурным политическим событиям. В 1795 г. наполеоновские войска, действовавшие на территории Голландии, захватили Маастрихт. Рядовое по меркам того времени батальное событие ознаменовалось реквизицией окаменелости. Некоторые эпизоды этой истории в ряде источников передаются с юмористическими нотами. Один из них связан с действиями собственника образца – священника Годдина, который, предвидя ход событий, заблаговременно переместил ископаемую “реликвию” из загородного владения в защищённый стенами город. Однако французское командование назначило за информацию о месте хранения костей древнего чудовища награду в 50 бутылок вина. В штаб тяжёлую окаменелость доставила дюжина солдат, которые потребовали выдать обещанное каждому. Научные названия рода и вида для этой находки были опубликованы в 1822 г. и 1829 гг.

Первых наземных ископаемых ящериц из отложений рубежа юры и мела Южной Англии (Пурбек) представил Р. Оуэн (Owen, 1854). Один вид – Saurillus obtusus Owen, 1854 (Paramacellodidae) – сохраняет значение и в настоящее время. Коллекцию из Пурбека позднее изучил французский палеонтолог Р. Хофштеттер (Hoffstetter, 1967). Древнейшие находки ящериц в мире открыты в батских отложениях Англии (Evans, 1993, 1998).

С именем Р. Оуэна связано первое описание ископаемой ящерицы в южном Полушарии. Ею стал варанид мегалания (Varanus prsicus, ранее Megalania prisca) из плейстоцена Австралии (Owen, 1864). В настоящее время вараны известны из раннего миоцена этого континента (Molnar 2004; Rage, Bailon 2005). Из позднего олигоцена Австралии происходит лигосомный сцинк Proegernia palankarinnensis (Martin et al., 2004).

Попутно заметим, что более богатой по сравнению с Австралией в палеонтологическом отношении является Южная Америка. Древнейшими здесь стали открытые в апт–альбских отложениях Бразилии виды Olindalacerta brasiliensis: Evans et Yabumoto 1998;

Calanguban alamoi: Simões et al., 2014 (Scincomorpha fam. indet.) и Tijubina pontei Bonfim-Júnior & Marques 1997: Simões, 2012 (?Globauridae; опред. автора). Из позднего мела Бразилии происходят Pristiguana brasiliensis Estes et Price, 1973 (Hoplocercidae) и Gueragama sulamericana Simões et al., 2015 (Isodontosauridae; опред. автора).

В Африке самая древняя находка ящериц (Paramacellodus sp.) имеет позднеюрский возраст. Она открыта в Танзании (Broschinski, 1999). Меловой вид описан из маастрихта Мадагаскара (Konkasaurus mahalana, Cordylidae s.l.: Krause et al, 2003). Немногочисленные кайнозойские находки указаны, например, из палеогена Марокко (Augé, Rage 2006) и нижнего олигоцена Египта (Smith et al. 2008). Интересны остатки варана из миоцена Кении (Clos, 1995) и из эоцен-олигоценовых отложений Египта (Holmes et al., 2010). Последняя находка является наиболее древней для рода Varanus.

Первой ископаемой ящерицей на территории континетальной Европы стал Ardeosaurus brevipes Meyer, 1855 из отложений поздней юры Германии (Бавария). Из нижнемеловых отложений Испании достаточно рано также установлена такая форма, как Meyasaurus faurai Vidal, 1915 (Hoffstetter, 1953, 1965; Evans, Barbadillo, 1997). Современными работами обе формы переописаны и дополнены новыми данными, в том числе нашими (см. раздел Scincomorpha: Ardeosauridae и Globauridae).

Остатки ящериц происходят также из поздней юры Португалии (Seiffert, 1973), раннего мела Италии (Evans et al., 2004, 2006b) и Дании (Rees, 2000), позднего мела Венгрии (Makadi, 2006; 2013; Makadi, Nydam, 2015) и Румынии (Venczel, Codrea, 2016), а также палеогена Бельгии (Folie et al., 2015), Испании (Bolet, Evans, 2012, 2013) и Германии (Мессель). М. Ож опубликовал большой цикл работ, в том числе монографию (Augé, 2005), по палеогеновым ящерицам Европы, главным образом, из Франции (Керси) и Германии (Мессель), ревизовав большой объём данных и описав серию новых видов, относящихся к нескольким семействам, в том числе известным в Северной Америке и в Азии. Из сантона Венгрии установлены Distortodon rhomboideus Makádi, 2013 и Chromatogenys tiliquoides Makádi et Nydam, 2015, которые, по-видимому, принадлежат древнейшим Scincidae (опред. автора). Из числа неогеновых находок любопытны остатки хамелеонид из миоцена Чехии и Германии (Estes, 1983a). По материалам из прибалтийского янтаря описано несколько палеогеновых форм (напр., Yantarogekko, Gekkonidae: Bauer et al., 2005; Succinilacerta, Lacertidae: Böhme, Weitschat, 1998, 2002). Древнейший янтарь с остатками ящерицы происходит из неокома-апта Ливана (Arnold et al., 2002).

Первоначальные эпизоды изучения ископаемых ящериц в Северной Америке связаны с находками морских ящериц, в том числе целых скелетов, обнаруженных в 1860-70-х гг. на Западе США. В 1870 г. Дж. Лейди (Leidy, 1870) описал наземную ископаемую

форму из среднего эоцена Вайоминга – Saniwa ensidens (Varanidae). Как и в случае с мозазавридами, к ящерицам проявляли постоянный интерес Э. Коп и Ч. Марш. В 1928 г. вышла в свет первая монография по неморским меловым и палеогеновым ящерицам Северной Америки Ч. Гилмора (Gilmore, 1928), который потом не раз возвращался к данной теме. С начала 60-х гг. большой цикл работ представил Р. Эстес. Этот же автор сыграл важную роль в развитии исследовательского интереса к палеонтологии ящериц, опубликовав первый мировой обзор по ископаемым находкам (Estes, 1983a). Позднее заметной стала монография с результатами изучения материалов из позднего мела Западной Канады (Gao, Fox, 1996). Всего находки известны из примерно 30 североамериканских верхнемеловых и четырёх нижнемеловых формаций (Nydam, 2013). Огромное число публикаций посвящено палеогеновым и неогеновым ящерицам Северной Америки. Именно они стали ориентиром для исследований более древних форм. Обзор кайнозойских видов приведён Р. Эстесом (Estes, 1983a) и сохраняет своё значение поныне. Древнейшие североамериканские ящерицы происходят из поздней юры Юты (Paramacellodidae: Evans, Chure, 1998). Ряд примечательных работ посвящено описанию нескольких находок из раннего мела Мексики (Reynoso, 1998; Reynoso, Callison, 2000).

3.1.2. Монголия. Упомянутый выше Ч. Гилмор оказался у истоков изучения ископаемых ящериц Центральной Азии. Именно он представил самые первые находки из позднего мела Монголии и палеогена Китая (Gilmore, 1943), собранные в интервале от 1922 по 1928 гг. Центрально-Азиатской экспедицией американского музея естественной истории (Нью-Йорк).

Начало интенсивных исследований ископаемых ящериц в Монголии связано с работой Польско-Монгольской (1963–1965, 1970–1971 гг.) и Совместной Советско–Монгольской (с 1969 г., с 1992 г. Российско-Монгольской) палеонтологических экспедиций в Южной и Центральной Монголии. Именно отсюда удалось выявить богатое разнообразие позднемеловых, раннемеловых и палеогеновых форм. Ряд теоретических результатов представлен в многочисленных публикациях, в том числе крупных (Sulimski, 1975, Borsuk-Bialynicka, 1984; Alifanov, 2000; Алифанов, 2000, 2012б). Сборы позднемеловых ящериц также проводила Монголо–Американская палеонтологическая экспедиция (с 1991 г.), открывшая такое исключительно богатое местонахождение позднемеловых ящериц, как Ухаа-Толгод. Материалы из этого и прилегающего к нему небольших местонахождений легли в основу серии статей (все цитируются в данной главе) и монографии (Gao, Norell, 2000). Данные по ящерицам представила также Совместная Австро-Монгольская палеонтологическая экспедиция из пограничных палеоген-неогеновых отложений, локализованных в Долине Озёр (Böhme, 2007).

3.1.3. Китай, Восточная, Юго-Восточная и Южная Азия. После упомянутой выше публикации Ч. Гилмора (Gilmore, 1943) во второй половине XX века находки из Китая описывались по фрагментарным материалам из позднего мела (Young, 1959, 1961, 1973) и палеогена (Hou, 1974, 1976). Весомые сборы происходят из верхнемеловых отложений Внутренней Монголии (Gao, Hou, 1995 a,b, 1996). Немногочисленные находки ящериц известны из позднего мела Северо-Восточного Китая (Lü et al., 2008; Mo et al., 2010). В последние десятилетия появилось немало публикаций с описанием материалов из нижнемеловых отложений (серия Джехол) на Северо-Востоке Китая. Наиболее массовой формой в них является Dalinghosaurus longidigitus Ji, 1998. Отсюда же происходит первый описанный в Азии ископаемый вид ящериц – Yabeinosaurus tenius (Ardeosauridae): Endo, Shikama, 1942; Evans, Wang, 2012. В Китае отмечен также небольшой ряд позднеюрских находок (Li, 1985; Richter et al., 2010). К настоящему времени известно немало новых данных из палеогена Китая.

Немногочисленные ископаемые ящерицы зафиксированы в раннем мелу Японии (Evans, Manabe, 1999; 2008; Ikeda et al., 2015). Есть единичные сообщения о раннемеловых находках из Таиланда (Fernandez et al., 2015) и позднемеловых из Южной Кореи (Park et al., 2015). В Индии несомненные ископаемые ящерицы имеют раннеэоценовый возраст (Prasad, Bajpai, 2008; Rana et al., 2013). В альб-сеноманском янтаре Бирмы (Daza et al., 2016) представлена серия форм в составе нескольких групп.

3.1.4. Россия и страны бывшего СССР. Находки ископаемых ящериц сделаны в России, Казахстане (здесь из верхнеюрских отложений обнаружен единственный для региона полный скелет ящерицы Sharovisaurus karatauensis: Хехт, Хехт, 1984), Узбекистане, Кыргызстане, Таджикистане. В сборах и изучении материалов активное участие принимал Л.А. Несов. Ему принадлежит авторство описания самой древней ящерицы Азии – Changetisaurus estesi Nessov, 1992 (Paramacellodidae). Она происходит из средней юры Кыргызстана (Фёдоров, Несов, 1992). Относительно многочисленные находки ящериц указаны из раннего мела Кыргызстана (Аверьянов, 2001), раннего и позднего мела Узбекстана (Несов, 1981, 1985, 1997; Gao, Nessov, 1998). Ископаемые ящерицы на территории России редки и имеют раннемеловой возраст (Averianov, Skuchas, 1999; Аверьянов, Файнгерц, 2001). Позднемеловые материалы происходят из Казахстана (Kordikova et al., 2001). Палеогеновые формы обнаружены в Кыргызстане (Averianov, Danilov, 1996, 1997) и Казахстане (Averianov, 2000). Немногочисленные находки из неогена зафиксированы в Таджикистане (Ананьева, Горелов, 1981; Левшакова, 1986) и Казахстане (Даревский, Чумаков, 1962).

3.2. Систематический обзор

ОТРЯД LACERTILIA

Диагноз. Череп с двумя поперечными поворотными метакинетической и мезокинетической осями (амфикинетизм) и подвижными квадратными костями (стрептостилия). Фенестрация черепа анапсидного и парапсидного типов. Квадратно-скуловые кости отсутствуют. Надвисочные кости редуцированы полностью или небольшие, связывают парокципитальные отростки мозговой капсулы и затылочные отростки теменной кости. Передняя часть мозговой капсулы не окостеневает, иногда замещается отростками окружающих её костей. Заднеушные кости обычно самостоятельно не представлены. Парокципитальные отростки сформированы, главным образом, боковыми затылочными костями. Видиевы каналы расположены латерально. Венечные кости всегда обладают высоким дорсальным отростком. Проявляются тенденции к срастанию парных осевых костей крыши черепа, утрате связи предлобных и заднелобных костей, сошников и крыловидных костей, а также к формированию крупных суборбитальных окон, алярного отростка переднеушных костей и редукции зубов костей нёбного комплекса. В строении нижней челюсти отмечаются тенденции к редукции пластинчатых костей, развитию лабиального отростка венечных костей, к замыканию кромок зубных костей вокруг меккелевого канала, а также к разрастанию зубных костей окципитально за уровень переднего супраангулярного отверстия. В строении таза развито крупное тироидное окно. Обычно выражено слияние проксимальных тарзалий, формирование процелии тел позвонков и автотомия хвоста.

Состав. Подотряды: Scincogekkonomorpha Sukhanov, 1961; средняя юра Европы и Азии–современность (всесветно); Iguania Latreille, 1825, средняя юра Европы–современность (всесветно).

ПОДОТРЯД SCINCOGEKKONOMORPHA SUKHANOV, 1961

Диагноз. Верхние височные окна и дуги выражены не всегда. Теменное отверстие, когда сформировано, расположено в поле теменной кости. Окципитальная часть чешуйчатых костей изогнута вентрально и редко уплощена дорсовентрально. Медиальный отросток этих костей развит слабо или отсутствует. Широко проявляются тенденции к слиянию заднелобных и заглазничных костей, расширению основания стремечек (у роющих форм), редукции конечностей, формированию остеодермального панциря. Алярные отростки переднеушных костей обычно удлинённые и часто входят в контакт с теменной костью. Ретроартикулярный отросток на нижней челюсти всегда выражен и расширен на конце. Параартикулярный отросток имеет вид широкого фестона.

Состав. Инфраотряды: Anguimorpha Furbringer, 1900; поздняя юра Европы и Северной Америки–современность (всесветно, кроме Мадагаскара); Scincomorpha Camp, 1923; средняя юра Европы и Азии–современность (всесветно); Lacertognatha Alifanov, 2000; ранний мел Азии–современность (всесветно).

ИНФРАОТРЯД ANGUIMORPHA FÜRBRINGER, 1900

Диагноз. Предчелюстные кости всегда непарные. Надглазничные кости обычно выражены. Лабиальный отросток венечных костей сформирован и налегает на внешнюю поверхность зубных костей. Короноидный отросток зубных костей всегда развит. Супраангулярный отросток этих же костей обычно крупнее (шире и длинеее) ангулярного. Оба последних отростка за уровень переднего супраангулярного отверстия, как правило, не распространяются. Пластинчатые кости выражены. Замена зубов интерстициальная.

Состав. Микроотряды: Platynota Dumeril et Bibron, 1836; поздний мел и палеоген Центральной Азии и Северной Америки, палеоген Европы, современность (всесветно, кроме Южной Америки); Diploglossa Cope, 1864; поздняя юра Европы и Северной Америки, ранний мел Европы, мел–современность Азии, современность (всесветно, кроме Мадагаскара и Австралии).

Замечания. Гомология характерных для ангвиморф надглазничных костей обсуждена в главе II, где показано, что они являются второй (внешней) закладкой предлобной кости архаичных тетрапод.

МИКРООТРЯД PLATYNOTA DUMERIL ET BIBRON, 1836.

Диагноз. Скуловые отростки верхнечелюстных костей обычно за уровень центра глазниц не заходят. Тип нёба платинотопалатинарный. Субольфакторные отростки лобных костей выражены. Лабиальный отросток венечных костей, как правило, вытянут рострально. Зубы немногочисленные, суб- и эуплевродонтные по прикреплению, обычно всегда заострены и загнуты назад. В основании зубов часто формируются складки дентина. Развиты тенденции к ретракции носовых отверстий, редукции носовых костей, удлинению премаксиллярного и укороченного скулового отростков верхнечелюстных костей, медиальному смыканию субольфакторных отростков лобных костей и формированию режущих кромок зубов.

Состав. Надсемейства: Helodermatoidea Gray, 1837; поздний мел–палеоцен Азии, поздний мел–современность Северной Америки, палеоцен–ранний олигоцен Европы; Anniellоidea; современность Юго-Восточной Азии и палеоген–современность Центральной Америки; Varanoidea Hardwicke et Gray, 1824; поздний мел–современность Азии, палеоген Северной Америки, палеоген–современность Африки, миоцен–современность Австралии.

Замечания. Platynota – плотоядные ангвиморфы, специализированные к питанию мелкими позвоночными. Центральное положение в группе занимает распространенное ныне в Старом Свете и Австралии семейство Varanidae. С ним принято сближать еще две современные формы: Lanthanotus (безухий варан) и Heloderma (ядозуб), которые представляют собой типовые роды семейств Lanthanotidae и Helodermatidae, соответственно. С накоплением палеонтологических данных в составе платинот установлена серия вымерших семейств: Saniwidae, Parasaniwidae, Necrosauridae, Gobidermatidae и Cherminotidae. Первое ныне признается подсемейством Varanidae. Родственные связи остальных групп спорны либо из-за неполноты находок, либо из-за мозаичности распределения признаков. Представители ряда семейств, судя по данным из позднего мела Монголии, обладают остеодермами (или признаками их наличия), как у Helodermatidae, а также полными верхними височными дугами, как у Varanidae. Иногда семейства Parasaniwidae, Necrosauridae, Gobidermatidae синонимизируются в разных комбинациях.

В центре внимания филогенетических исследований современных платинот оказалась гипотеза связи Varanidae и Lanthanotidae, обсуждение которой вылилось в сомнительное предложение объединить эти группы в одно семейство (Pregill et al., 1986; Estes et al., 1988; Conrad, 2008). Указание на находку лантанотид в верхнем мелу Монголии (Borsuk-Białynicka, 1984), основанное на неполных образцах, не подтверждается. Интересно, что группа значительно отличается от варанид удлинением тела, отсутствием связи между ольфакторными отростками лобных костей, положением слезных отверстий только в площади слезных костей, а также отсутствием барабанной перепонки. Кроме этого, у безухих варанов выявляются сходства с ядозубами: короткое и широкое рыло, редукция заглазничных костей и височных дуг, наличие остеодерм тела, удлиненная затылочная область и полные заглазничные дуги.

Ранее древнейшими наземными видами платинот считались позднемеловые Palaeosaniwa canadensis из Северной Америки (Gilmore, 1928; Estes, 1983a; Gao, Fox, 1996) и Telmasaurus grangeri из Монголии (Gilmore, 1943). Позднее появились находки платинот из позднего мела Центральной Азии, классифицированные в семействах Cherminotidae Alifanov, 2000 и Parasaniwidae Estes, 1964. Последняя группа по наличию остеодерм проявляет сходство с Necrosauridae Hoffstetter, 1943 из позднего мела и палеогена Северной Америки и Европы. Иногда оба семейства рассматривают в одном (Estes, 1983a) или классифицируют в составе “некрозавровой грады” (Borsuk-Białynicka, 1984). До находок в Монголии все позднемеловые платиноты были известны только по фрагментарным материалам.

Филогения платинот с применением кладистического метода анализа выглядит исключительно запутанной. Показательна одна из последних классификаций этой группы Дж. Конрада (Conrad, 2008), которая логически завершает ряд предшествующих работ (Norell et al., 1992; Norell, Gao, 1997; Gao, Norell, 1998, 2000; Conrad, 2006, и др.). По ней платиноты разделены на четыре крупные ветви: Shinisauria, Mosasauriformes, Monstersauria и Varaniformes. В состав Monstersauria включены ядозубы, большая часть некрозавроидных ящериц и Estesia mongoliensis Norell et al., 1992 из позднего мела Монголии, а в составе Varaniformes рассмотрены, кроме Varanidae (включая Lanthanotidae), некоторые Cherminotidae из позднего мела Центральной Азии. Таксон Shinisauria представляет базальную часть платинот, как и проблематичные ископаемые Dorsetisauridae, а также включает современных Shinisauridae и Dalinghosaurus из раннего мела Китая (см. Scincomorpha: Ardeosauridae).

Большим упущением современных филогенетических работ по платинотам является исключение из рассмотрения в их составе современной Anniella (Anniellidae), которая отличается платинотопалатинарным типом фенестрации нёба. С нашей точки зрения, эта безногая форма эволюционно представляет собой линию, близкую к Lanthanotidae. Такой взгляд резко меняет ход филогенетических интерпретаций. Платинот в этом случае удаётся представить в виде трёх достаточно чётко различающихся групп семейств. Одна из них может быть охарактеризована развитием сплошного остеодермального панциря (Helodermatoidea: Helodermatidae, Parasaniwidae, Necrosauridae), вторая – утратой височных дуг, удлинением тела и изолированными остеодермами в области головы, или их полной утратой (Annielloidea: Anniellidae, Lanthanotidae), а третья (Varanoidea: Varanidae, Cherminotidae и Saniwididae nov. comb.) представляет собой группу безостеодермных форм, обладающих разным набором продвинутых признаков строения черепа и посткраниального скелета (рис. 32).

Надсемейство Helodermatoidea Gray, 1837

Диагноз. Остеодермы в области головы и тела развиты. Они образуют сплошной панцирь или лежат изолированно. Заглазничные дуги всегда замкнуты.

Состав. Семейства: Helodermatidae Gray, 1837; поздний эоцен–ранний олигоцен Европы и поздний олигоцен–современность Северной Америки; Parasaniwidae Estes, 1969; поздний мел Северной Америки, поздний мел–палеоген Азии; Necrosauridae Hoffstetter, 1943; палеоцен Европы и Северной Америки.

Семейство Parasaniwidae Estes, 1964

Типовой род – Parasaniwa Gilmore, 1928; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Остеодермы в области головы часто прирастают к покровным костям крыши черепа и нижней челюсти. Они обычно полигональной, реже округлой формы. Верхние височные дуги полные. Заглазничные кости входят в состав обрамления орбит. Связь предлобных и заднелобных костей утрачена. Ольфакторные отростки лобных костей не смыкаются. Премаксиллярные отверстия выражены. Зубы на костях нёба обычно развиты, часто многорядные.

Состав. Роды: Gobiderma Borsuk-Bialynicka, 1984; Parviderma Borsuk-Bialynicka, 1984; Proplatynotia Borsuk-Bialynicka, 1984; поздний мел Южной Монголии; Tsagansaurus Alifanov, 2018; поздний палеоцен Южной Монголии; Chianghsia Mo et al., 2012; поздний мел Китая; Primaderma Nydam, 2000; альб–сеноман Северной Америки; Parasaniwa Gilmore, 1928; Paraderma Estes, 1964; Colpodontosaurus Estes, 1964; поздний мел Северной Америки.

Замечания. Семейство Parasaniwidae выделено Р. Эстесом (Estes, 1964, 1983a) для архаичных платинот из позднего мела Северной Америки, сходных по наличию остеодерм с ядозубами. Данные из Монголии, позволили детально ознакомиться со строением черепа этой группы (Borsuk-Białyncka, 1984).

В составе парасанивид Proplatynotia Borsuk-Bialynicka, 1984 представляет наиболее архаичную линию, судя по связи лобных и верхнечелюстных костей и многочисленности челюстных зубов. У остальных форм семейства, кроме Colpodontosaurus Estes, 1964, число челюстных зубов сокращено, а лобно-верхнечелюстная связь утрачена. Parviderma Borsuk-Bialynicka, 1984 выделяется непарной лобной костью и крупными надглазничными костями, в отличие от Gobiderma Borsuk-Bialynicka, 1984. Последняя форма – особая линия парасанивид, у представителей которой остеодермы нередко прирастают к черепу.

Объединение позднемеловых Parasaniwidae и палеогеновых Necrosauridae Р. Эстесом (Estes, 1983a) в одно семейство, с нашей точки зрения, преждевременно из-за морфологических отличий этих групп, которые заключены в различной форме и способах взаимоположения остеодерм (у парасанивид они соединяются краями встык, а у некрозаврид килеватые и перекрывающиеся). Gobidermatidae – ещё одно семейство, выделенное М. Ли (Lee, 1997) для Gobiderma и Parviderma из позднего мела Монголии по результатам кладистического анализа. М. Норелл и К. Гао (Norell, Gao, 1997) не считают гобидерматид естественным таксоном. С нашей точки зрения, эта группа синонимична Parasaniwidae.

Древнейший парасанивид – Primaderma nessovi – происходит из альб–сеномана Юты (Nydam, 2000). В Азии такой является находка из турона Узбекистана (см. Parasaniwidae nomen dubium). Позднейший представитель группы происходит из позднего палеоцена Северной Америки.

Рис. 41. Реконструкция черепа (*а*) и нижней челюсти (*б*) Proplatynotia longirostrata Borsuk-Bialynicka, 1984 (по голотипу ZPAL, № MgR-I/68; Borsuk-Białynicka, 1984, фиг. 8а, 9а): *а* – череп сверху, *б* – правая ветвь нижней челюсти лабиально (Алифанов, 2000, рис. 29, а, б; Алифанов, 2012б, рис. 15); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Род **Proplatynotia Borsuk-Bialynicka, 1984**

Proplatynotia: Borsuk-Białynicka, 1984, p. 28; Алифанов, 2012б, с. 42.

Типовой вид – Proplatynotia longirostrata Borsuk-Bialynicka, 1984; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Череп до 4 см в длину, низкий, с удлиненной предглазничной частью. Премаксиллярные отверстия крупные. Носовые отверстия вытянуты ростроокципитально. Носовые кости длинные и узкие. Лобные кости парные и формируют контакт с верхнечелюстными костями. Расположенные на них краевые остеодермальные щитки сливаются в продольные гребни. Теменное отверстие лежит в центре теменной кости. Скуловые кости широкие в средней части. Небные и крыловидные кости срастаются. Нижний край ветвей нижней челюсти спрямленный. На зубных костях расположено по 16 зубов.

Видовой состав. Типовой вид.

Proplatynotia longirostrata Borsuk-Bialynicka, 1984

Рис. 41; табл. I, фиг. 1–4

Proplatynotia longirostrata: Borsuk-Białynicka, 1984, p. 29, pl. 4, fig. 2, 5, pl. 5, fig. 1, 2, pl.7, fig. 4, pl.13, fig. 4; fig. 4, b, 8, 9, a; Alifanov, 2000, p. 181, fig. 18.10, a, b; Алифанов, 2000, с. 71, рис. 29, а, б; Алифанов, 2012б, с. 42, рис. 15, табл. IV, фиг. 4 –7.

Голотип – ZPAL, № MgR-I/68, почти полные череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Proplatynotia longirostrata Borsuk-Białynicka, 1984 – архаичный по строению черепа и большому числу зубов парасанивид, с необычными для варанообразных ящериц срастанием в нёбных стержнях нёбной и крыловидной костей. В первоописании этот вид был представлен в “граде некрозавров” без указания семейств. По относительно многочисленным зубам небольшого размера предварительно можно указать на его сходство с Colpodontosaurus cracens Estes, 1964 из позднего мела США (Вайоминг).

Материал. Голотип.

Род **Parviderma Borsuk-Bialynicka, 1984**

Parviderma: Borsuk-Białynicka, 1984, p. 35; Алифанов, 2012б, с. 41.

Типовой вид – Parviderma inexactum Borsuk-Bialynicka, 1984; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Реконструированная длина черепа – около 3 см. Лобные кости сросшиеся и очень узкие. Их связи с верхнечелюстными костями нет. Заднелобные кости крупные. Краевая остеодермальная скульптура лобных костей сглаженная и рострально формирует два протяженных остеодермальных гребня. Ольфакторные отростки лобных костей рудиментарные. На зубных костях по 7–8 действующих зубов. Зубы на крыловидных костях занимают почти всю поверхность их небного отростка.

Видовой состав. Типовой вид.

Parviderma inexactum Borsuk-Bialynicka, 1984

Рис. 42

Parviderma inexactum: Borsuk-Białynicka, 1984, p. 35, pl. 5, fig. 3, 4, pl.6, fig. 5; fig. 9, p, 10; Alifanov, 2000, p. 181; Алифанов, 2000, с. 71; Алифанов, 2012б, с. 41, рис. 14.

Голотип – ZPAL, № MgR-I/43, фрагментарный череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Рис. 43. Реконструкция черепа и нижней челюсти Gobiderma pulchrum Borsuk-Bialynicka, 1984, Parasaniwidae (по голотипу ZPAL, № MgR-III/64; Borsuk-Białynicka, 1984, фиг. 9, с, фиг. 11): *а* – череп сверху, *б* – левая небная часть снизу, *в, г* – правая ветвь нижней челюсти лабиально и лингвально (Алифанов, 2012б, рис. 13); Монголия, Южно-Гобийский аймак; верхний мел, средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская и барунгойотская свиты.

Рис. 42. Реконструкция черепа (*а*, *б*) и нижней челюсти (*б*, *в*) Parviderma inexactum Borsuk-Bialynicka, 1984, Parasaniwidae (по голотипу ZPAL, № MgR-I/43; Borsuk-Białynicka, 1984, фиг. 9, f, 10, a): *а* – череп дорсально, *б* – левая сторона нёбной поверхности, *в* – правая ветвь нижней челюсти лабиально и лингвально (Алифанов, 2012б, рис. 14); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Parviderma inexactum Borsuk-Białynicka, 1984 – продвинутая по сравнению с Proplatynotia Borsuk-Bialynicka, 1984 форма, судя по узкой лобной кости, утрате связи с лобных и верхнечелюстных костей и небольшому числу зубов. Для P. inexactum характерна крупная надглазничная кость, которая косвенно свидетельствует об отсутствии сплошного остеодермального панциря у этого вида. По непарности лобных костей вид сходен с Parasaniwa wyomingensis Gilmore, 1928 из позднего мела Северной Америки.

Материал. Голотип.

Род **Gobiderma Borsuk-Bialynicka, 1984**

Gobiderma: Borsuk-Białynicka, 1984, p. 39; Алифанов, 2012б, с. 39.

Типовой вид – Gobiderma pulchrum Estes, 1964; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Длина черепа – до 6 см. Головные остеодермы в щитки не соединяются. По форме они округлые или субполигональные, со слабо бугристой поверхностью. Только некоторые из них прирастают к костям крыши черепа. Лобные кости парные. Связи лобных и верхнечелюстных костей нет. Латеральные края теменной кости узкие, а их затылочные отростки широкие в основании. Крыловидные и нёбные кости срастаются и несут многорядные зубы. Озублённые поля сошников и нёбных костей сливаются друг с другом. Нижнечелюстные зубы крупнее верхнечелюстных. На зубных костях расположено не более шести зубов.

Видовой состав. Типовой вид.

Gobiderma pulchrum Borsuk-Bialynicka, 1984

Рис. 43; табл. I, фиг. 5–7

Gobiderma pulchra: Borsuk-Białynicka, 1984, p. 39, pl. 4, fig. 3, pl. 6, fig. 1–4, pl. 7, fig. 1–3, pl. 10, fig. 2, pl.13, fig. 3; fig. 4, d, 9, c, 11; Alifanov, 2000, p. 181.

Gobiderma pulchrum: Gao, Norell, 2000, p. 93, fig. 31; Алифанов, 2000, с. 71; Алифанов, 2012б, с. 39, рис. 13, табл. IV, фиг. 1–3.

Голотип – ZPAL, № MgR-III/64, череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Поздний мел Южной Монголии.

Замечания. В первоописании Gobiderma pulchrum Borsuk-Bialynicka, 1984 была отнесена к платинотам в рамках “некрозавровой грады” без указания семейства. В другой работе (Norell, Gao, 1997) этот вид включён в кладу Monstersauria. С нашей точки зрения, он может занимать особое положение в составе Parasaniwidae из-за утраты связи лобно-верхнечелюстной связи, сплошного остеодермального панциря и прирастания остеодерм к костям черепа и нижней челюсти. Надглазничные кости, известные у Parviderma inexactum Borsuk-Bialynicka, 1984 из позднего мела Монголии, у G. pulchrum не установлены, при наличии несколько полных экземпляров. Не исключено, что к обсуждаемому виду близка Paraderma bogerti Estes, 1964 из позднего мела Северной Америки. Последнюю форму обычно включают в состав Helodermatidae (Estes, 1964, 1983a; Pregill et al., 1986), что из-за фрагментарности находок сомнительно.

Материал. Голотип; экз. ZPAL, № MgR-III/65, № MgR-III/66; экз. IGM, № 3/59 (местонахождение Хермин-Цав), экз. ZPAL, № MgR-I/54, экз. IGM, № 3/60 (Хульсан); экз. IGM, № 3/56–№ 3/58 (Ухаа-Толгод); фрагментарные черепа; экз. IGM, № 3/55, полный череп (Удан-Сайр); Монголия, Южно-Гобийский аймак; верхний мел, средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская (Удан-Сайр) и барунгойотская (Хульсан, Хермин-Цав, Ухаа-Толгод) свиты.

Род **Tsagansaurus Alifanov, 2018**

Tsagansaurus: Alifanov, 2018, с. 1433.

Типовой вид – Tsagansaurus nemegetensis Alifanov sp. nov.; поздний палеоцен Южной Монголии.

Диагноз. Остеодермальные щитки к поверхности кости не прирастают. Вершина дорсального отростка верхнечелюстной кости приходится на третью четверть длины кости. Ее лобный отросток выражен и располагается на уровне четвертого действующего зуба. Верхушки зубов тонкие и загнутые назад. Складки эмали в основании зубов много-

численные. Зубов не менее семи. Тело туловищных позвонков относительно короткое. Остистый отросток высокий и удлинен кранио-каудально. Сочленовная поверхность презигапофизов ориентирована к горизонтали под углом 45°. Вертикальная ось синапофизов почти перпендикулярна длинной оси позвонка. Просвет неврального канала относительно крупный и субтреугольный по форме.

Видовой состав. Типовой вид.

Tsagansaurus nemegetensis Alifanov, 2018

Табл. II, фиг. 7, 8

Necrosaurus sp.: Алифанов, 2000, с. 71, рис. 31, *в–д*; Алифанов, 2012б, с. 44, рис. 16.

Голотип – ПИН, № 4758/1, правая верхнечелюстная кость; Монголия, Южно-Гобийский аймак, Нэмэгэтинская котловина, урочище Цаган-Хушу, местонахождение Цаган-Сайр; верхний палеоцен, свита Наран-Булак, пачка Жигден

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Позний палеоцен Южной Монголии.

Замечания. Наличие заострённых зубов, складок эмали в их основании, а также остеодермальной скульптуры гранулярного типа на внешней поверхности верхнечелюстной кости, указывающих на наличие остеодерм, предполагает связь данной формы с Helodermatoidea. К Parasaniwidae она может быть отнесена по строению туловищного позвонка, несущего небольшой мыщелок и неглубокую межпрезигапозную вырезку. Ящерица из Цаган-Сайра, судя по увеличенному числу зубов, близка к парасанивидам уровня Parviderma Borsuk-Bialynicka, 1984, а судя по вертикально ориентированными сочленовным плоскостям пре- и постзигапофизов (Dong et al., 2016), близка к платиноту (“Varaniformes” gen. indet.) из формации доуму (верхний палеоцен) в Китае.

Материал. Кроме голотипа, экз. ПИН, № 4758/6, левая верхнечелюстная кость; экз. ПИН, № 4758/2, фрагмент левой зубной кости; экз. ПИН, № PIN 4758/8, туловищный позвонок; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Цаган-Сайр; верхний палеоцен, свита наран-булак, пачка жигден.

Parasaniwidae gen. et sp. non describ.

Табл. II, фиг. 1, 2

Necrosauridae gen. et sp. nov.: Алифанов, 2000, с 70, рис. 30, г.
Parasaniwidae gen. et sp. nov.: Алифанов, 2012б, с. 42.

Материал. Экз. ПИН, № 4216/201, череп; экз. ПИН, № 4216/ 202, скелет; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Гурилийн-Цав; верхний мел, верхний кампан, нэмэгэтинский горизонт, нэмэгэтинская свита.

Замечания. Указанные выше образцы принадлежат еще не описанному роду и виду платинот, предположительно близкому к Gobiderma Borsuk-Bialynicka, 1984, но отличному от него рядом признаков (например, изолированными остеодермами на костях крыши черепа, длинными затылочными отростками теменных костей, широким медиальным отростком заглазничных костей). Находка демонстрирует наличие автотомии.

Parasaniwidae gen. indet. 1

Табл. II, фиг. 3–6

Cherminotinae indet: Алифанов, 2000, с. 69, рис. 30, а–в; Алифанов, 2012б, с. 53.

Материал. Экз. ПИН, № 4216/204, серия туловищных позвонков; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Гурилийн-Цав; верхний мел, верхний кампан, нэмэгэтинский горизонт, нэмэгэтинская свита.

Замечания. Мыщелок небольшой, предмыщелковое сужение тела и псевдозигосфены отсутствуют. Внешне позвонки сходны по строению и размерам с позвонками Estesia mongoliensis Norell, McKenna et Novacek, 1992 из позднего мела Монголии. От последнего вида ящерица из Гурилийн-Цава отличается относительно большей длиной тела позвонка и сравнительно невысокими остистыми отростками. К парасанивидам позвонки отнесены по наличию остеодерм, которые обнаружились после дополнительного препарирования образца.

Parasaniwidae gen. indet. 2

Рис. 44

Varanidae indet.: Kordikova et al., 2001, p. 397, fig. 6; Алифанов, 2012б, с. 54.

Материал. Экз. KGE-T, № 1/11, тело (?второго) шейного позвонка; Казахстан, Северо-Восточное Приаралье, местонахождение Тюлькили; верхний мел, турон–коньяк, жиркендекская свита.

Замечания. Фрагментарный позвонок (примерно 10 мм в длину), видимо, из шейного отдела. Тело позвонка сужено, мыщелок относительно крупный, котилюс обширный и овальный в поперечнике, на его вентральной поверхности выражен невысокий киль.

Рис. 44. Тело (?второго) шейного позвонка Parasaniwidae gen. indet.; экз. KGE-T, № 1/11 (по: Kordikova et al., 2001, фиг. 6): *а* – дорсально, *б* – вентрально, *в* – окципитально; Казахстан, Северо-Восточное Приаралье, местонахождение Тюлькили; верхний мел, турон–коньяк, жиркендекская свита.

Parasaniwidae nomen dubium

Ekshmer bissektaensis Nessov, 1981

Рис. 45

Ekshmer bissektaensis: Несов, 1981, с. 106; Алифанов, 2012б, с. 42.

Материал. Экз. ЦНИГР музей, № 2/11727, правая верхнечелюстная кость; Центральные Кызылкумы, Узбекистан, местонахождение Джаракудук; верхний мел, средний–верхний турон, биссектинская свита.

Замечания. Вид описан по верхнечелюстной кости без зубов. Их, судя по местам прикрепления, было немного. Удлинённый скуловой отросток и, возможно, наличие остеодерм (шероховатая поверхность дорсального отростка), характерны для Parasaniwidae. Для установления рода и вида сохранившихся признаков недостаточно.

Рис. 45. Правая верхнечелюстная кость Ekshmer bissektaensis Nessov, 1981, Parasaniwidae nomen dubium; экз. ЦНИГР музей, № 2/11727 (по: Несов, 1981, рис. на стр. 106): *а* – лабиально, *б* – лингвально; Узбекистан, Центральные Кызылкумы, местонахождение Джаракудук; верхний мел, средний–верхний турон, биссектинская свита.

НАДСЕМЕЙСТВО VARANOIDEA HARDWICKE ET GRAY, 1824

Диагноз. Остеодермальная скульптура на костях черепа и остеодермальный панцирь из туловищных остеодерм отсутствуют. Носовые отверстия всегда удлинённые. Носовые кости небольшие. Верхние височные дуги всегда полные. Лобные кости формируют задний край носовых отверстий. Заглазничные кости входят в состав обрамления глазниц, а их медиальный отросток лежит ростральнее заднелобных костей. Выражена тенденция к срастанию заднелобных и заглазничных костей.

Состав. Семейства: Varanidae Hardwicke et Gray, 1824; палеоген и неоген Европы, палеоген Северной Америки и Азии, миоцен–современность Австралии, современность (Старый Свет); Cherminotidae Alifanov, 2000; поздний мел Азии; Saniwididae Alifanov, 2012, nov. comb.; поздний мел Азии и Северной Америки.

Семейство Varanidae Hardwicke et Gray, 1824

Типовой род – Varanus Merrem, 1820.

Диагноз. Слёзные отверстия парные. Нисходящие отростки теменной кости смыкаются друг с другом. Связи предлобных и заднелобных костей нет. Надглазничные кости крупные. Предмыщелковое сужение туловищных позвонков хорошо выражено. Мыщелок туловищных позвонков крупный и образует выступающие фланги.

Состав. Роды: Varanus Merrem, 1820; ранний миоцен–современность Австралии, средний–поздний миоцен Европы, плейстоцен–современность Азии, граница эоцена и олигоцена–современность (Африка); Iberovaranus Hoffstetter, 1969; средний эоцен Испании и Португалии; Saniwa Leidy, 1870; ранний эоцен и олигоцен Азии, средний эоцен Северной Америки, ранний эоцен Европы.

Замечания. Varanidae – семейство платинотных ящериц, ныне распространенное в Австралии (здесь они наиболее разнообразны), Азии и Африке. До начала кайнозоя группа достоверно не известна. Иногда её подразделяют на подсемейства Saniwinae (Saniwa) и Varaninae (Varanus, Iberovaranus), что возможно принять при увеличении числа данных о морфологическом разнообразии двух групп, чётко отличных по строению позвонков.

Род **Varanus Merrem, 1820**

Типовой вид – Varanus varius Shaw, 1790.

Диагноз. Премаксиллярные отростки верхнечелюстных костей очень длинные. Носовые кости обычно срастаются. Заглазничная дуга не замкнута. Нёбных зубов нет. Шейный и хвостовой отделы позвоночника удлиненные. На нижнечелюстной ветви до 15 зубов. Межпрезигапофизная вырезка на туловищных позвонках отсутствует.

Видовой состав. Более 30 современных и несколько ископаемых видов: V. hoffmani Roger, 1898; средний–поздний миоцен Франции и Германии; V. marathonensis Weithoffer, 1888; плиоцен Греции, Венгрии и Турции, плейстоцен Италии; V. sivalensis Falconer, 1868; ранний плейстоцен Индии; V. darevskii Levshakova, 1986; ранний плиоцен Таджикистана; V. tyrasiensis Zerova et Ckhikvadze, 1983; поздний миоцен Молдавии; V. semjonovi Zerova et Ckhikvadze, 1986; поздний миоцен Украины.

Замечания. Древнейшая находка представителя рода (Varanus sp.) отмечена из пограничных отложений эоцен–олигоцена Египта (Holmes et al., 2010).

Varanus darevskii Levshakova, 1986

Рис. 46

Varanus darevskii: Левшакова, 1986, с. 102, рис. на с. 104, фиг. 2; Алифанов, 2012б, с. 45, рис. 17.

Голотип – ПИН, № 3554/50 (ЗИН, № 276), фрагментарный череп; Таджикистан, Пенджикентский район, кишлак Сор, левый берег ручья Сор; неоген, нижний плиоцен, магианская свита.

Рис. 46. Череп дорсально Varanus darevskii Levshakova, 1986, Varanidae; голотип ПИН, № 3554/50 (Левшакова, 1986, рис. на с. 104, фиг. 2; Алифанов, 2012б, рис. 19); Таджикистан, Пенджикентский район, кишлак Сор, левый берег ручья Сор; неоген, нижний плиоцен, магианская свита.

Диагноз. Премаксиллярные отверстия крупные. По дорсальной поверхности межверхнечелюстных костей проходит гребень. Сами эти кости удлинённые. Предчелюстные кости узкие. На дорсальной поверхности премаксиллярных отростков верхнечелюстных костей выражены две впадины. Носовые кости очень узкие. Их задний край округлый. Лобные кости охватывают носовые кости сзади и выравниваются с ними по расположению их ростральных краёв. Ростральный край теменной кости шире окципитального края лобных костей. Окципитальный край предлобных костей пересекает уровень центра орбит.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Varanus darevskii Levshakova, 1986 – наиболее полный ископаемый вид рода. Обычно представители этой группы известны по изолированным позвонкам или их сериям, которые лучше сохраняются в сравнении с лёгкими костями черепа. Судя по вытянутым септомаксиллам, удлинённому премаксиллярному отростку верхнечелюстных костей, значительному обхвату лобными костями носовых костей, V. darevskii близок к V. griseus (серый варан), единственному современному виду варанид, заходящему в Центральную Азию. Помимо указанных в диагнозе признаков, ископаемая форма дополнительно отличается от современной относительно более высоким черепом, мелкими размерами, округлой формой заднего края носовых костей и крупными зубами. В первоописании предполагалось, что V. darevskii является предковым для серого варана видом. Однако этому противоречит выявляемые у ископаемого вида из Таджикистана узость и U-образная форма заднего края носовых костей, а также сильный обхват их лобными костями, что, по нашему мнению, является продвинутым признаком. В сумме они позволяют говорить о продвинутости V. darevskii по отношению ко многим другим видам, включая V. griseus, или допускают возможность его сестринской связи с современным видом.

Материал. Голотип.

Род **Saniwa Leidy, 1870**

Saniwa: Leidy, 1870, p. 124; Estes, 1983a, p. 184; Rieppel, Grande, 2007, p.644.
Saniva: Leidy, 1872, p. 370.
Thinosaurus: Marsh, 1872, p. 299.

Типовой вид – Saniwa ensidens Leidy, 1870; ранний–средний эоцен Северной Америки.

Диагноз. Предчелюстная кость сильно редуцирована. Скуловые кости массивные. Заглазничные дуги замкнуты. На челюстных костях до шести функционирующих зубов. Шейный отдел позвоночника удлиненный. Интерцентры шейных позвонков редуцированы. Наклон остистых отростков назад увеличивается в каудально. Зубы на нёбных и крыловидных костях выражены. Носовые отверстия ретрагированы незначительно. Окципитальный отросток верхнечелюстных костей сравнительно длинный. Межпрезигапофизная перемычка позвонков несёт вырезку, которой противостоит гребень, сформированный на окципитальном ребре остистого отростка. Коракоидное отверстие одно.

Видовой состав. Кроме типового, виды: S. agilis Marsh, 1872; S. crassa Marsh, 1872; S. grandis Marsh, 1872; S. paucidens Marsh, 1872; средний эоцен Северной Америки; S. brooksi Brattstrom, 1955; поздний эоцен Северной Америки; S. orsmaelensis Dollo, 1923; ранний эоцен Бельгии.

Замечания. Saniwa Leidy, 1870 – архаичная по черепу и специализированная по позвонкам форма варанид. Из нескольких видов этого рода лучше всего изучен типовой, который представлен скелетными материалами. Данные о строении последнего лежат в основе вышеприведенного диагноза рода.

Saniwa cf. **paucidens**

Табл. III, фиг. 1,2

Varanus sp.: Alifanov, 1993, p. 13, fig. 4.
Saniwa sp.: Алифанов, 2000, с. 68, рис. 31, а, б; Алифанов, 2012б, с. 47, рис. 18.

Материал. Экз. ПИН, № 4757/7 (ранее № 3139/15), туловищный позвонок; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Цаган-Хушу; палеоген, нижний эоцен, свита наран-булак, пачка бумбан.

Замечания. Позвонок имеет типичное для варанид строение, судя по крупному мыщелку и наличию у него четких выступающих флангов, сформированных в том числе и в результате предмыщелкового сужения тела позвонка. Наличие межпрезигапофизной вырезки указывает на ошибочность определения данной формы к Varanus, которое нами давалось ранее (Alifanov, 1993). Скорее всего, находка принадлежит представителю рода Saniwa Leidy, 1870. По пропорциям и размерам межпрезигапофизной вырезки позвонки напоминают Saniwa paucidens Marsh, 1872 из среднего и позднего эоцена

Северной Америки (Gilmore, 1928, табл. IX, pl. 7–9). Последний вид характеризуется небольшими размерами (длина тела позвонков – 13 мм). Ч. Гилмор (Gilmore, 1928) заметил, что только размер отличает данный вид от Saniwa ensidens Leidy, 1870 и что имеет место перекрытие его диагностических черт с Saniwa crassa Marsha, 1872. С нашей точки зрения, последнее неверно: S. ensidens отличает обширный вырез межпрезигапозной перемычки туловищных позвонков, тогда как у S. crassa формируются необычные для ящериц удлинённые отростки, которые, видимо, следует считать так называемыми псевдозигосфенами.

Saniwa cf. **grandis**

Табл. III, фиг. 3, 4.

Saniwa cf. ensidens: Алифанов, 2000, с. 68;
Saniwa sp.: Алифанов, 2012б, с. 47.
Varanus cf. hoffmani: Алифанов, 2000, с. 68; 2012б, с. 46.

Материал. Экз. ПИН, № 3107/332–340, изолированные туловищные позвонки; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хайчин-Ула II; палеоген, средний эоцен, свита хайчин, пачка хайч; экз. ПИН, № 4752/7, элементы посткраниального скелета (туловищные позвонки и фрагменты костей конечностей); Монголия, Восточно-Гобийский аймак, местонахождение Эргилийн-Дзо; палеоген, нижний олигоцен, свита эргилийн-дзо.

Замечания. Крупные туловищные позвонки варанид из Хайчин-Улы II и Эргилийн-Дзо имеют большое сходство (форма из последнего местонахождения немного более крупная: её туловищные позвонки достигают более 25 мм в длину). По пропорциям они сходны с Saniwa ensidens Leidy, 1870. Отличия состоят в небольшой межпрезигапозной вырезке, более узком невральном канале и значительном наклоне синапофизов. По форме рострального края межпрезигапофизной вырезки форма из Хайчин-Улы II сходна с Saniwa cf. paucidens из Цаган-Хушу, но отличается от неё более коротким телом и в целом более крупными размерами. Позвонки из Эргилийн-Дзо имеют плохую сохранность, по сравнению с позвонками из Хайчин-Улы II. В Северной Америке крупные формы Saniwa (длина тела позвонков достигает 20 мм) принадлежат Saniwa grandis Marsh, 1872. Последний вид, кроме размеров, отличает массивность позвонков и небольшой размер межпрезигапофизной вырезки. Предварительно крупноразмерная санива из Монголии нами сближается с последним видом.

Saniwa cf. **crassa**

Табл. III, фиг. 5, 6

Материал. Экз. колл. ПИН, № 4751/1, туловищный позвонок; Монголия, Восточно-Гобийский аймак, местонахождение Хоер-Дзан; палеоген, нижний олигоцен, свита эргилийн-дзо.

Замечания. Форма представлена одним туловищным позвонком. Возможно, она принадлежит отдельному виду или роду, поскольку отличается удлинёнными крыльями псевдозигосфенов и, соответственно, глубокой вырезкой между ними, а также развитием высокого гребня на каудальном “ребре” остистого отростка. Судя по изображениям, приведённым Ч. Гилмором (Gilmore, 1928, pl. X, фиг. 6 –10), данный вид сходен с Saniwa crassa Marsh, 1872 из среднего и позднего эоцена Северной Америки.

?Saniwa sp.

?Saniwa sp.: Averianov, Danilov, 1997, p. 143, fig 1, 2; Алифанов, 2012б, с. 47.

Материал. Экз. ZISP, PH № 10/1–PH № 12/1, туловищный, второй тазовый и первый хвостовой позвонки; Кыргызстан, Ляйлякский район, Баткенская обл., местонахождение Андарак 2; палеоген, ранний эоцен, ранний ипр, нижнеалайский подгоризонт.

Замечания. Мыщелки туловищных позвонков поперечно расширены, как у типичных варанид. Крестцовый и переднехвостовые позвонки не имеют развитого неврального отростка. Их тела широкие и короткие, с поперечно вытянутым мыщелком. В первоописании (Averianov, Danilov, 1997) отмечается сходство позвонка ZISP, PH № 12/1 с позвонками варанид из Цаган-Хушу в Монголии (см. Saniwa cf. paucidens), несмотря на то, что они представлены разными отделами позвоночника.

Семейство Cherminotidae Alifanov, 2000

Типовой род – Cherminotus Borsuk-Bialynicka, 1984; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Лобные кости входят в обрамление носовых отверстий. Предлобные кости формируют соединение с заднелобными костями. Нёбные зубы редкие или отсутствуют. Слезные отверстия одиночные, располагаются на шве между слезными и предлобными костями. Заглазничная дуга замкнута. Ольфакторный канал теменной кости открыт. Дорсальный отросток венечных костей низкий. Постдентальная часть нижней челюсти длиннее зубных костей. Развита стрептогнатия. Предмыщелковое сужение тел туловищных позвонков отсутствует, а сам мыщелок небольшой. Обычно выражена межзигапофизная вырезка позвонков. Шейный отдел включает 9 позвонков.

Состав. Роды: Cherminotus Borsuk-Bialynicka, 1984; Estesia Norell, McKenna et Novacek, 1992; Aiolosaurus Gao et Norell, 2000; Ovoo Norell, Gao et Conrad, 2007; поздний мел Южной Монголии; Asprosaurus Park et al., 2015; поздний мел Южной Кореи.

Замечания. Cherminotidae обладают комплексом продвинутых в сторону Varanidae (отсутствие или небольшое число нёбных зубов, утрата связи лобных и верхнечелюстных костей, развитие стрептогнатии) и архаичных (открытый субольфакторный канал, одиночные слёзные отверстия, озубление костей нёба, низкие венечные кости, связь предлобных и задне-

лобных костей, отсутствие предмыщелкового сужения тел позвоноков) признаков. У херминотид не известны надглазничные кости, что может быть результатом их вторичной редукции, если это не обусловлено потерей при захоронении (у Varanidae они крепятся к предлобным костям рыхлым синдесмозом).

До работы М. Борсук-Бялыницкой (Borsuk-Białynicka, 1984) детали строения черепа меловых платинот оставались малоизвестны и рассматривались по аналогии с современными Varanidae. Инерция этого сравнения сохранялась и позднее (Norell et al., 1992; Alifanov, 1993, 2000; Gao, Norell, 2000). Однако в первоописании Cherminotus Borsuk-Bialynicka, 1984, типового рода выделенного нами семейства, уже допускалась его связь с Lanthanotidae (Borsuk-Białynicka, 1984), что было поддержано (Conrad, 2008). Другой представитель семейства – Estesia mongoliensis Norell et al., 1992 – рассматривается (Norell, Gao, 1997) вместе с Helodermatidae в рамках кладистического таксона Monstersauria. Однако все позднемеловые херминотиды обладают сходным строением черепа, что при кладистическом анализе (Norell et al., 1992; Norell, Gao, 1997) игнорируется.

К. Гао и Л. Хоу (Gao, Hou, 1996) сообщают о позвонках и фрагментах черепа херминотида из позднего мела Внутренней Монголии (Китай).

Род Cherminotus Borsuk-Bialynicka, 1984

Cherminotus: Borsuk-Białynicka, 1984, p. 60; Алифанов, 2012б, с. 48.

Типовой вид – Cherminotus longifrons Borsuk-Bialynicka, 1984; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Небольшая ящерица с черепом длиной около 3 см. Верхние височные окна крупные. Носовые кости короткие. Заднелобные и заглазничные кости не срастаются. Затылочные отростки теменной кости вытянутые и широкие в основании. Теменное отверстие выражено. Лобные кости парные. Длинные и тонкие сошники тесно сближены на всем протяжении. Межптеригоидная яма крупная. Нёбные зубы на крыловидных костях выражены, однорядные. Функционирующих зубов на каждой верхнечелюстной и зубной костях не более пяти.

Видовой состав. Типовой вид.

Cherminotus longifrons Borsuk-Bialynicka, 1984

Рис. 47; табл. IV, фиг. 1

Cherminotus longifrons: Borsuk-Białynicka, 1984, p. 61, pl. 2; fig. 4, pl. 11, fig. 1–3, pl. 12, fig. 1, 2; fig. 4, e, 9, g, 17; Alifanov, 1993, fig. 2; 2000, p. 380, fig. 18.10, c, e; Алифанов, 2000, с. 69, рис. 29, в, д; Gao, Norell, 2000, p. 95, fig. 33; Алифанов, 2012б, с. 48, рис. 19.

Голотип – ZPAL, № MgR-III/59, повреждённый череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Поздний мел Южной Монголии.

Замечания. В основе гипотезы родства Cherminotus longifrons Borsuk-Białynicka, 1984 с Lanthanotidae (Borsuk-Białynicka, 1984; Conrad, 2008) лежит неполнота единственного на то время образца и формальный подход к классификации этой ископаемой формы. Несколько новых находок позволили классифицировать Ch. longifrons в составе особого семейства – Cherminotidae (Алифанов, 2000). **Материал.** Голотип; экз. ZPAL, № MgR-III/64; экз. ПИН, № 3142/323; фрагментарные черепа (местонахождение Хермин-Цав); экз. IGM, № 3/170, неполный череп с нижней челюстью и часть посткраниального скелета (Тугрикийн-Ширэ); Монголия, Южно-Гобийский аймак; верхний мел, средний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская (Хермин-Цав) и джадохтская (Тугрикийн-Ширэ) свиты.

Род Estesia Norell, McKenna et Novacek, 1992

Estesia: Norell et al., 1992, p. 5; Алифанов, 2012б, с. 50.

Типовой вид – Estesia mongoliensis Norell, McKenna, Novacek, 1992; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Череп длиной до 15 см. Верхние височные окна небольшие, а ограничивающие их кости височных дуг массивные. Носовые кости очень длинные, практически равны по длине лобным костям. Последние парные. Теменного отверстия нет. Затылочные отростки теменных костей сильно вытянутые, длиннее тела самой кости. Рострально верхнечелюстные кости широкие. Заднелобные и заглазничные кости срастаются. Вырезка между задними концами сошников достигает уровня четверти этих костей. Наружно-крыловидные кости массивные. Зубы на костях неба формируют широкие поля. Верхний край зубных костей дугообразно искривлен. Челюстные зубы редкие. На каждой зубной кости по пять функционирующих зубов. На их расширенных основаниях выражены многочисленные складки дентина.

Видовой состав. Типовой род.

Рис. 47. Реконструкция черепа и нижней челюсти Cherminotus longifrons Borsuk-Bialynicka, 1984, Cherminotidae (по экз. ПИН, № 3142/323): *а* – череп сверху, *б, в* – левая ветвь нижней челюсти лабильно и лингвально (Алифанов, 2000, рис. 29, в–д; Alifanov, 2000, фиг. 18.10, с–е; Алифанов, 2012б, рис. 19); Монголия, Южно-Гобийский аймак; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Estesia mongoliensis Norell, McKenna et Novacek, 1992

Рис. 48; табл. IV, фиг. 2, 3

Estesia mongoliensis: Norell et al., 1992, p. 5. fig. 4–7; Norell, Gao, 1997, p. 2, fig. 1–3; Gao, Norell, 2000, p. 94, fig. 32; Alifanov, 2000, p. 380; Алифанов, 2000, с. 69; Алифанов, 2012б, с. 50, рис. 20; Yi, Norell, 2013, p.3, fig. 2, 3, 5a, 6, 7a, 8.

Голотип – IGM, № 3/14, почти полный череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Поздний мел Южной Монголии.

Рис. 48. Реконструкция черепа и нижней челюсти Estesia mongoliensis Norell et al., 1992, Cherminotidae (по голотипу IGM, № 3/14; Norell et al., 1992, фиг. 4, 5, 7, часть): *а* – череп сверху, *б* – левая сторона небной поверхности, *в* – левая ветвь нижней челюсти лабиально (Алифанов, 2012б, рис. 20); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская и барунгойотская свита.

Замечания. В первоописании Estesia mongoliensis Norell et al., 1992 сближали с Varanidae на основании четырех продвинутых признаков. Затем, с включением в филогенетический анализ данных о новых образцах, в частности, неполного посткраниального скелета и мозговой капсулы, интерпретация была изменена в сторону связи этого вида с Helodermatidae в составе кладистического таксона Monstersauria (Norell, Gao, 1997; Yi, Norell, 2013). Гипотеза была предложена, несмотря на очевидное сходство E. mongoliensis с другими Cherminotidae, в частности, с Cherminotus longifrons Borsuk-Białynicka, 1984, который, в свою очередь, сближен с Varanidae (Gao, Norell, 2000). В диагнозе Monstersauria упоминаются остеодермы, отсутствующие у всех херминотид, включая E. mongoliensis.

Накопление материалов по крупным херминотидам из позднего мела Монголии показывает наличие у них полиморфизма, который выражен в ширине черепа, массивности зубных костей, разной степени развития небных зубов и в других деталях. Полиморфизм не исключает таксономическую вариативность.

Для обсуждаемого вида допускается также наличие ядовитости (Norell et al., 1992) на основании сходства зубов этой формы и ядозуба (Heloderma). Токсичность слюны известна у современных варанид.

Материал. Голотип; IGM, № 3/196, фрагментарный череп и нижняя челюсть; экз. ПИН, № 3142/363; фрагментарный череп без крыши (местонахождение Хульсан); экз. IGM, № 3/15, фрагментарный скелет с мозговой капсулой; экз. ПИН, № 3142/363, фрагментарный скелет с черепом (Хермин-Цав); экз. IGM, № 3/169, челюсти с зубами; экз. IGM, № 3/760, часть посткраниального скелета (Ухаа-Толгод); без номеров: экз. IGM (Баин-Дзак); Монголия, Южно-Гобийский аймак; верхний мел, средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская (Баин-Дзак) и барунгойотская (Хермин-Цав, Ухаа-Толгод) свиты.

Род **Ovoo Norell, Gao et Conrad, 2007**

Ovoo : Norell et al., 2007, p. 3; Алифанов, 2012б, с. 49.

Типовой вид – Ovoo gurvel Norell, Gao et Conrad, 2007; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Череп длиной не более 25 мм. Носовые кости удлинённые. Премаксиллярные отверстия крупные. Ростромедиальные отростки предчелюстных костей контактируют медиально позади предчелюстной кости. Дорсальное септомаксиллярное отверстие небольшое и расположено медиально. Медиоростральные отростки лобных костей удлинённые. Носовой отросток предчелюстных костей короткий и широкий. На верхнечелюстных костях по шесть действующих зубов. Нёбные и крыловидные кости озублённые.

Видовой состав. Типовой вид.

Ovoo gurvel Norell, Gao et Conrad, 2007

Рис. 49

Ovoo gurvel: Norell et al., 2007, p. 3, fig. 4–6; Алифанов, 2012б, с. 50.

Голотип – IGM, № 3/767, череп без нижней челюсти; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Литтл-Ухаа-Толгод; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Рис. 49. Фрагмент черепа Ovoo gurvel Norell et al., 2007, Cherminotidae; голотип IGM, № 3/767 (по: Norell et al., 2007, фиг. 4, a, b): *а* – сверху, *б* – снизу; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Ухаа-Толгод; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Замечания. Ovoo gurvel Norell et al., 2007 отличается от типового рода удлинёнными носовыми костями и увеличенным числом челюстных зубов. От Estesia mongoliensis Norell et al., 1992 отличается глубокой межсошниковой вырезкой и развитием нёбного озубления. В качестве отличительного признака O. gurvel указываются также “загадочные” дополнительные окостенения, лежащие между носовыми и лобными костями. Последние, скорее всего, являются результатом скола лобных костей (это следует из отсутствия симметричности: правый элемент короче и окципитально шире левого). Если это не так, то речь может идти об индивидуальной патологии, указывающей также на формирование лобных костей из двух пар закладок, срастание которых в онтогенезе подверглось задержке. Однако, по нашему мнению, верным является первое предположение.

Материал. Голотип.

Род **Aiolosaurus Gao et Norell, 2000**

Aiolosaurus: Gao, Norell, 2000, p. 97; Алифанов, 2012б, с. 49.

Типовой вид – Aiolosaurus oriens Gao et Norell, 2000; поздний мел Южной Монголии.

Рис. 50. Череп и нижняя челюсть Aiolosaurus oriens Gao et Norell, 2000, Cherminotidae; голотип IGM, № 3/171 (по: Gao, Norell, 2000, фиг. 34, a, b): *а* – сверху и сбоку, *б* – сбоку; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Ухаа-Толгод; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Диагноз. Череп длиной не более 40 мм. Верхнечелюстные кости соединены друг с другом ростромедиальными отростками позади предчелюстной кости. Премаксиллярные отверстия выражены. Переднее супраангулярное отверстие лежит на уровне вершины венечной кости. Задний край пластинчатой кости скошен. На каждой челюстной кости не более пяти функционирующих зубов.

Видовой состав. Типовой вид.

Aiolosaurus oriens Gao et Norell, 2000

Рис. 50

Aiolosaurus oriens: Gao, Norell, 2000, p. 97, fig. 34; Алифанов, 2012б, с. 49.

Голотип – IGM, № 3/171, часть черепа и фрагменты посткраниального скелета; Монголии, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Ухаа-Толгод; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Aiolosaurus oriens Gao et Norell, 2000 близок к Cherminotus longifrons Borsuk-Białynicka, 1984 по положению дорсального септомаксиллярного отверстия и наличию премаксиллярных отверстий (у многих херминотид эти отверстия плохо известны). От Estesia mongoliensis Norell et al., 1992 отличается меньшим количеством зубов, более крупными максилло-премаксиллярными отверстиями, но близок к Ch. longifrons по небольшому числу зубов. Не исключена синонимичность A. oriens и Ch. longifrons.

Материал. Голотип.

Cherminotidae gen. indet. 1

Varanoidea gen. et sp. undeterm.: Gao, Norell, 2000, p. 100, fig. 35; Алифанов, 2012б, с. 53.

Материал. Экз. IGM, № 3/172, фрагмент верхнечелюстной кости и три туловищных позвонка; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Ухаа-Толгод; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Замечания. По строению верхнечелюстной кости и зубов экз. IGM, № 3/172 проявляет сходство с Estesia mongoliensis Norell et al., 1992, кроме оснований зубов, на которых не устанавливается радиальная эмалевая штриховка. Тело позвонков короткое и широкое. Презигапофизы обширные. Межпрезигапофизная вырезка отчётливо выражена. Сохраняется шов соединения мыщелка и тела позвонка. Мыщелки позвонков из Ухаа-Толгод укрупнённые, ориентированы дорсально, как у современных варанид, но без явного прекондилярного сужения. К. Гао и М. Норелл (Gao, Norell, 2000) указывают на принадлежность данной находки к крупной вараноидной ящерице, сравнимой по размерам с E. mongoliensis.

Cherminotidae gen. indet. 2

Saniwa sp.: Alifanov, 1993, p. 11, fig. 3; Алифанов, 2012б, с. 54.

Материал. Экз. ПИН, № 3142/322, туловищный позвонок; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Замечания. Относительно крупный туловищный позвонок (без мыщелка) напоминает строением туловищный позвонок Estesia mongoliensis Norell et al., 1992 (Norell, Gao, 1997). Вероятнее всего, он принадлежит Cherminotidae, но не E. mongoliensis, поскольку отличается от последнего вида менее широкой предмыщелковой зоной тела, сравнительно небольшими постзигапофизами и более глубокой вырезкой переднего межпрезигапофзного края.

Семейство Saniwididae Alifanov, 2012, nov. comb.

Типовой род – Saniwides Borsuk-Bialynicka, 1984; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Предлобные и заднелобные кости разъединены, а лобные и верхнечелюстные кости сочленены. Лобные кости в состав носовых отверстий не входят. Надглазничные кости небольшие или утрачены. Слезные отверстия одиночные, расположены на шве между слёзными и предлобными костями. Заглазничная дуга замкнута. Ольфакторный канал открыт. Нёбные зубы многорядные, развиты на крыловидных и нёбных костях. Стрептогнатия не сформирована. Дорсальный отросток венечных костей низкий. Постдентальная часть нижней челюсти длиннее зубных костей. Предмыщелковое сужение тел туловищных позвонков отсутствует, а сам мыщелок небольшой.

Состав. Роды: Saniwides Borsuk-Bialynicka, 1984; Telmasaurus Gilmore, 1943; поздний мел Южной Монголии.

Замечания. Saniwididae отличаются от Cherminotidae иным сочетанием архаичных (сохранением сочленения лобных и верхнечелюстных костей, исключение предлобных и лобных костей из обрамления носовых отверстий из-за связи носовых и предчелюстных костей, многорядность небных зубов, отсутствие стрептогнатии) и продвинутых (потеря связи предлобных и заглазничных костей, срастанием заднелобных и заглазничных костей) признаков.

Род Saniwides Borsuk-Bialynicka, 1984

Saniwides: Borsuk-Białynicka, 1984, p. 50; Алифанов, 2012б, с. 52.

Sanivides: Estes et al., 1988, p. 231; Borsuk-Białynicka, 1984, p. 58.

Типовой вид – Saniwides mongoliensis Borsuk-Bialynicka, 1984; поздний мел Южной Монголии.

Рис. 51. Реконструкция черепа и нижней челюсти Saniwides mongoliensis Borsuk-Bialynicka, 1984, Saniwididae nov. comb. (по голотипу ZPAL, № MgR-I/72; Borsuk-Białynicka, 1984, фиг. 9, e, фиг. 14, a, b;): *а* – череп сверху, *б* – левая сторона нёбной поверхности, *в* – правая ветвь нижней челюсти лабиально, *г* – то же лингвально (Алифанов, 2012б, рис. 21); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Диагноз. Ящерицы средних размеров с длиной черепа до 4,5 см. Предглазничная часть черепа уплощена. Лобные кости парные. Носовые кости относительно небольшие. Их задние края округлые. Предлобные кости широкие дорсально. Окципитально уровня центра орбит они не достигают. Заднелобные и заглазничные кости сросшиеся. Межсошниковая щель глубокая. Контакт пластинчатых и венечных костей удлиненный. Угловые кости небольшие, окципитально они не достигают уровня середины постдентальной части нижней челюсти. Число мест прикрепления зубов на каждой челюстной кости – 13.

Видовой состав. Типовой вид.

Saniwides mongoliensis Borsuk-Bialynicka, 1984

Рис. 51

Saniwides mongoliensis: Borsuk-Białynicka, 1984, p. 51, pl. 8, pl. 9, fig.3, 4; fig. 9, b, 14, 20, e; Alifanov, 2000, p. 380; Алифанов, 2000, с. 69; Алифанов, 2012б, с. 52, рис. 21.

Голотип – ZPAL, № MgR-I/72, череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. В первоописании Saniwides mongoliensis Borsuk-Białynicka, 1984 трактовался как архаичный представитель варанид, по ряду признаков более архаичный, чем Saniwa Leidy, 1870. В рамках Saniwididae данный вид близок к Telmasaurus Gilmore, 1943 (Алифанов, 2000), от которого отличается парностью лобных костей, формой и размерами предлобных костей, а также рядом других признаков.

Материал. Голотип.

Род **Telmasaurus Gilmore, 1943**

Telmasaurus: Gilmore, 1943, p. 379; Estes, 1983a, p. 187; Алифанов, 2012б, с. 52.

Типовой вид – Telmasaurus grangeri Gilmore, 1943; поздний мел Центральной Монголии.

Диагноз. Лобные кости непарные. Предлобные кости удлиненные. На уровне отхождения длинных затылочных отростков теменная кость очень узкая. Антеролатеральные отростки теменной кости крупные. Рострально на дорсальной поверхности теменной кости образован короткий и невысокий гребень. Зубы на нёбных и крыловидных костях многорядные.

Рис. 52. Задняя часть крыши (вид снизу) черепа Telmasaurus grangeri Gilmore, 1943, Saniwididae; голотип AMNH, № 6645 (Gilmore, 1943, фиг. 17); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Баин-Дзак; поздний мел, нижний–средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская свита.

Видовой состав. Кроме типового вида, T. bialynickae Alifanov, sp. nov.; поздний мел Южной Монголии.

Telmasaurus grangeri Gilmore, 1943

Рис. 52

Telmasaurus grangeri: Gilmore, 1943; p. 379, fig. 17; Estes, 1983a, p. 188, fig. 48 A, B; Borsuk-Białynicka, 1984, p. 56; Alifanov, 2000, p. 380; Алифанов, 2000, с. 69; Алифанов, 2012б, с. 53.

Голотип – AMNH, № 6645, теменной отдел крыши черепа, фрагмент зубного ряда, несколько туловищных позвонков и фрагменты ребер; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Баин-Дзак; поздний мел, нижний–средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская свита.

Диагноз. Реконструированная длина черепа 6 см. Отверстия теменной кости нет. Заглазничная и заднелобные кости раздельные, сравнительно небольшие. Чешуйчатые кости рострально тонкие. Надвисочные кости протяжённые.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Ч. Гилмор (Gilmore, 1943) отнёс Telmasaurus grangeri Gilmore, 1943 к подсемейству Saniwinae (Varanidae) по наличию на позвонках зигосфенов. Видимо, имелись в виду так называемые псевдозигосфены, в качестве которых принимаются зоны начала вырезки на межпрезигапозной перемычке. Р. Эстес (Estes, 1983a) указал на отсутствие у T. grangeri теменного отверстия и усомнился в связи этого вида с Saniwa Leidy, 1870.

Материал. Голотип.

Telmasaurus bialynickae Alifanov, 2012

Рис. 53; табл. IV, фиг. 4–6

Telmasaurus grangeri (partim): Borsuk-Białynicka, 1984, p. 56, pl. 9, fig. 1, pl. 10, fig. 1; fig.4, g, 15, 16, 20, c, 21, d; Алифанов, 2012б, с. 53, рис. 22.

Голотип – ZPAL, № MgR-I/65, повреждённый череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Диагноз. Теменное отверстие выражено. Заглазничные и заднелобные кости сросшиеся. Чешуйчатые кости массивные и утолщены рострально. Базиптеригоидные отростки крупные.

Сравнение. От типового вида данный образец отличается наличием теменного отверстия, срастанием заглазничных и заднелобных костей, массивными и расширенными рострально чешуйчатыми костями.

Распространение. Типовое местонахождение.

Рис. 53. Череп Telmasaurus bialynickae Alifanov, 2012, Saniwididae nov. comb.; голотип ZPAL, № MgR-I/65 (по: Borsuk-Białynicka, 1984, фиг. 15): *а* – сверху, *б* – левая сторона нёбной поверхности (Алифанов, 2012б, рис. 22); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Замечания. М. Борсук-Бялыницка (Borsuk-Białynicka, 1984) отнесла экз. ZPAL, № MgR-I/65 из верхнемеловых отложений Монголии, представляющий собой почти полный череп, к Telmasaurus grangeri Gilmore, 1943. В отношении нового образца отмечено его существенное сходство с голотипом, а отличия, в том числе размеров, были интерпретированы как индивидуальные. Новый образец немного крупнее типового, если судить по данным Р. Эстеса (Estes, 1983a), и несёт теменное отверстие, которого нет у голотипа. Другие отличия представлены ниже в диагнозе Telmasaurus bialynickae Alifanov, 2012.

Непарная лобная кость, наличие срединного гребня теменной кости, а также раздвоенного рострального концов чешуйчатой кости, отмеченные у Telmasaurus bialynickae Alifanov, 2012, обнаруживаются также и у Saniwa ensidens Leidy, 1870 из раннего эоцена Вайоминга (США), судя по экз. FMNH, PR № 2378 (Rieppel, Grande, 2007). Это пример возникновения параллельного сходства у отдалённо родственных видов.

Материал. Голотип.

МИКРООТРЯД DIPLOGLOSSA COPE, 1864

Диагноз. Нёбный комплекс диплоглоссопалатинарный. Скуловой отросток верхнечелюстных костей, как правило, пересекает уровень середины орбит.

Состав. Надсемейства: Xenosauroidea Cope, 1886; ранний мел–современность Азии, поздняя юра–палеоген Европы, поздняя юра–современность Северной Америки; Anguioidea Gray, 1825; поздний мел–современность Северной Америки и Азии, палеоген–современность Европы, современность Южной Америки и Африки.

Надсемейство Xenosauroidea Cope, 1868

Диагноз. Остеодермального панциря в области туловища нет. Развиты остеодермы головы. Надглазничные кости крупные.

Состав. Семейства: Xenosauridae Cope, 1886; ранний мел Центральной Азии, поздний мел–современность Северной Америки; Dorsetisauridae Hoffstetter, 1967; поздняя юра Северной Америки, поздняя юра–ранний мел Европы, ранний мел Азии; Shinisauridae Ahl, 1930, ранний миоцен Европы, ранний эоцен Северной Америки, современность (Юго-Восточная Азия).

Семейство Dorsetisauridae Hoffstetter, 1967

Типовой род – Dorsetisaurus Hoffstetter, 1967; поздняя юра Северной Америки, поздняя юра – ранний мел Европы, ранний мел Азии.

Диагноз. Лобные кости парные. Остеодермальная скульптура покровных костей черепа среднещиткового типа. Зубы немногочисленные, высокие и ланцетовидные по форме. Остеодермы головы выражены, друг от друга изолированы.

Состав. Роды: Dorsetisaurus Hoffstetter, 1967; поздняя юра Северной Америки, ранний мел Европы и Монголии; Kuwajimalla Evas et Manabe, 2008; ранний мел Японии; Chometokadmon Costa, 1864; ранний мел Италии.

Замечания. Семейство Dorsetisauridae выделил Р. Хоффштеттер (Hoffstetter, 1967) для установленного им же по фрагментам черепа и нижней челюсти Dorsetisaurus purbeckensis из отложений формации пурбек (титон–неоком) в Англии. У данного вида отмечены остеодермальная скульптура на костях крыши черепа в виде щитков среднего размера, положение теменного отверстия в поле теменной кости, а также относительно немногочисленные зубы с ланцетовидной по форме апикальной частью. По типу прикрепления на нижней челюсти они эуплевродонтные.

При установлении семейство Dorsetisauridae рассматривалось в составе Anguioidea (Hoffstetter, 1967a). Позднее предполагалось промежуточное положение этой группы между Xenosauridae и Anguidae (Estes, 1983a). В кладистических интерпретациях типовой род дорсетизаврид относят либо к базальным ангвимофам (Evans et al., 2006b), либо к базальным платинотам (Conrad, 2008). Однако связь этой формы с какой-либо современной группой ящериц пока не имеет неоспоримых доказательств. Для ангвиморф, в частности, характерны надглазничные кости (os supraorbitale; одна из двух закладок предлобной кости; см. главу I) и специфическое строение нижней челюсти, которые у дорсетизаврид достоверно не установлены. В этом случае связь проблематичной ископаемой группы с ангвиморфами пока носит исключительно вероятностный характер. В таком же ключе нами (Алифанов, 2000, 2012б) допускалось её родство с современными Xenosauridae s.l. Кроме Англии, представители Dorsetisauridae зафиксированы также в верхнеюрских отложениях США (Prothero, Estes, 1980) и Португалии (Seiffert, 1973).

Новый свет на Dorsetisauridae проливается в связи с находками ряда других форм. Одна из них – Kuwajimalla kagaensis Evans et Manabe, 2008 из нижнего мела Японии (Исикава), представленная фрагментами черепа и нижней челюсти с ланцетовидными зубами. Последние несут насечки по режущим краям, интерпретированные в первоописании как дополнительные вершинки. K. kagaensis классифицирован в составе кладистического таксона Borioteioidea Nydam et al., 2007 (Evans, Manabe, 2008), представляющего собой сумму выделенных нами в составе Iguania позднемеловых по возрасту и евроазиоамериканских по распространению таксонов Polyglyphanodontia и Macrocephalosauria (Алифанов, 2000, 2012б). Отметим, что несомненных раннемеловых представителей этих групп в Центральной Азии нет. Есть и другая закономерность: в раннем мелу отсутствуют формы с многовершинными зубами; редки даже двухвершинные зубы. Характерная для K. kagaensis многовершинность (пильчатость) удлиненных боковых гребней зубов исключительно

редка у современных и ископаемых ящериц. Кроме того, у данной формы не отмечено субплевродонтии, свойственной Polyglyphanodontia, Macrocephalosauria и Teiumorpha. Эта деталь ставит под сомнение первую реконструкцию филогенетических связей K. kagaensis. Её легко заменить на гипотезу родства с Dorsetisauridae, возникающую при учёте, как нам удаётся заметить, сходства по эуплевродонтному типу прикрепления, ланцетовидной форме зубов и наличию под их основанием выемки.

С точки зрения развития взглядов на семейство Dorsetisauridae, интересны данные по Chometokadmon fitzingeri Costa, 1864 из альба Центральной Италии. Недавнее переизучение этой формы позволило связать ее с Anguimorpha (Evans et al., 2006b). У Ch. fitzingeri с Dorsetisaurus Hoffstetter, 1967 совпадает строение лобных и теменных костей. Итальянскую форму отличает наличие свободных остеодерм головы при их отсутствии в области туловища, как у Xenosauridae s.l. (Bever et al., 2005). Тем не менее, С. Эванс и др. (Evans et al., 2006b) отметили генерализованность Ch. fitzingeri, включив его в сравнительный ряд, кроме обсуждавшегося выше Dorsetisaurus Hoffstetter, 1967, Parviraptor Evans, 1994 из поздней юры и неокома США и Англии. Последняя форма нами рассмотрена в семействе Huehuecuetzpalliidae fam. nov. (Mosasauria), исходя из заостренных субплевродонтных челюстных зубов и зигосфен-зигантрального сочленения позвонков.

Возможно, яйца с твердой скорлуповой оболочкой и скелетами эмбрионов, обнаруженные в нижнемеловых отложениях Таиланда, принадлежат не платинотам (Fernandez et al., 2015), которых (как и “бориотейоидей”) в раннемеловое время на территории Азии и где-либо ещё нет, а к Dorsetisauridae, исходя из строения ряда характерных для последней группы признаков крыши черепа и зубной системы.

К дорсетизавридам ошибочно отнесен Changetisaurus estesi Nessov, 1992 из средней юры Кыргызстана (Федоров, Несов, 1992) в составе подсемейства Changetisaurinae. У последней формы отмечено отсутствие супраангулярного отростка зубных костей в сочетании с глубокой вырезкой их заднего края (характерно для Scincomorpha), а также наличие свободных остеодерм прямоугольной формы, как у современных Cordylidae и ископаемых Paramacellodidae, к которым эта форма, с нашей точки зрения, и относится.

Dorsetisauridae gen. et sp. nov.

Табл. V, фиг. 1

Dorsetisaurus [sp.]: Alifanov, 1993, p. 9; Alifanov, 2000, p. 382.

Dorsetisaurus sp.: Алифанов, 2000, с. 73, рис. 28, д; Алифанов, 2012б, с. 57, рис. 24.

Материал. Экз. ПИН, № 3334/517, правая верхнечелюстная кость; Монголия, Уверхангайский аймак, местонахождение Хобур; нижний мел, хухтыкский горизонт, свита не определена.

Замечания. Премаксиллярный и окципитальный (скуловой) отростки верхнечелюстных костей относительно длинные. Последний отросток заостренный. Дорсально на медиальной ветви премаксиллярного отростка выражен бугорок. Крупнейшие зубы расположены в середине ряда. Их режущие края протяженные и гладкие. Вершины зубов изогнуты немного вовнутрь и повернуты под небольшим углом к оси челюсти. За край челюстной кости зубы выходят примерно на половину их собственной высоты. Число верхнечелюстных зубов – 15.

Форма из Хобура более всего близка к типовому роду семейства, от которого, как и от других представителей семейства, она отличается развитием дорсального бугорка на медиальной ветви премаксиллярного отростка, а также рядом других признаков (например, сравнительно длинными отростками верхнечелюстных костей и поворотом вершинок зубов под углом к оси челюсти).

На фоне большинства ящериц из Хобура дорсетизавриды отличаются относительно крупными размерами. Не исключено, группа была первой среди ящериц, включивших (частично или целиком) в рацион растительный корм. Последний вывод основан на факте зазубренности режущих краев зубов у Kuwajimalla kagaensis Evas et Manabe, 2008 из раннего мела Японии, как у некоторых птицетазовых динозавров подотряда Ornithopoda (например, Hypsilophodontidae), считающихся растительноядными.

Семейство Xenosauridae Cope, 1886

Типовой род – Xenosaurus Cope, 1886.

Диагноз. На черепе развита остеодермальная скульптура гранулярного или мелкощиткового типа. Лобные кости непарные и узкие. Носовые кости небольшие. Заднелобные и заглазничные кости обычно срастаются. Скуловые кости широкие. Чешуйчатые кости уплощены. Зубы небольшие, конические или притупленные.

Состав. Кроме типового рода, Exostinus Cope, 1873, поздний мел–ранний олигоцен Северной Америки; Restes Gauthier, 1982; поздний палеоцен Северной Америки; Oxia Nessov, 1985; ранний мел Узбекистана.

Замечания. Семейство традиционно включает два современных рода: Xenosaurus (Мексика) и Shinisaurus (Китай). Исторически группу обособляли вместе с Anguidae и Glyptosauridae в составе таксона Diploglossa, сестринского Platynota (Camp, 1923; McDowell, Bogert, 1954). По новейшим кладистическим данным, Xenosauridae рассматриваются базальными ангвиморфами (Gauthier et al., 2012). Иногда их сближают с Platynota (Conrad, 2008). По нашим данным, Shinisaurus, как и все Diploglossa (кроме Anniella: Алифанов, 2000, 2012б), отличаются диплоглоссопалатинарным типом строения нёба.

В свете указанных выше проблем и данных следует обратить более пристальное внимание на строение зубов у Shinisaurus и Xenosaurus. У первой формы они несут два симметричных плеча центральной вершинки (Conrad, 2004, фиг. 17, A, C), а у второй – только ростральное плечо. Если Xenosauridae s.l. связаны родством с Dorsetisauridae, то возникает одно обстоятельство, которое в ряде вышеназванных работ не учитывалось, в том числе и нами. Оно состоит в возможности разной степени родства двух современных форм по отношению к Dorsetisauridae. В частности, судя по строению зубов, в обозначенной группе обособленно выглядят Xenosauridae s.str. Реконструкция непосредственного родства Shinisaurus и Dorsetisauridae (рис. 32) позволяет рассматривать современную форму в отдельном семействе, возможность чего не раз допускали по другим причинам (Bever et al., 2005; Conrad, 2008), или объединить два последних таксона в одном семействе.

В Северной Америке Xenosauridae s.str. представлены ископаемыми родами Exostinus Cope, 1873 (поздний мел–ранний олигоцен; возможно, род, включающий два вида, немонофилетичен: Bhullar, 2011) и Restes Gauthier, 1982 (поздний палеоцен). Находки древнейших представителей группы обнаружены в сеномане (Nydam, 2013). В Азии семейство больше известно по Oxia karakalpakensis Nessov, 1985 (рис. 54) из раннего мела Узбекистана (Gao, Nessov, 1998). Более древняя находка была опубликована нами (Алифанов, 2000). Это экз. ПИН, № 3334/515 из раннего мела Монголии (Хобур). Наше переисследование этого образца, представленного фрагментом зубной кости с зубами, показало: его задний край, строение которого имеет диагностическое значение, обломан так, что только имитирует контур зубной кости Anguimorpha. Скорее всего, последняя находка принадлежит сцинкоморфам. Тем не менее, ксенозавриды в ассоциации ящериц Хобура присутствуют, о чём свидетельствуют другие образцы.

С Xenosauridae s.l. иногда объединяют позднемеловых Carusiidae Borsuk-Bialynicka, 1987 или типовую форму последнего семейства (Gao, Norell, 1998, 2000; Conrad, 2008). Этому, однако, противоречит строение нижней челюсти представителей последней группы, которое соответствует типичным Scincomorpha.

Современные Shinisauridae обитают на небольшой территории, охватывающей Южный Китай и Северный Вьетнам. О том, что ранее это семейство было расселено более широко, указывают находки его форм в эоцене Северной Америки (Conrad, 2006) и миоцене Европы (Klembara, 2008).

Род **Oxia Nessov, 1985**

Oxia: Несов, 1985, с. 209; Gao, Nessov, 1988, p. 294; Алифанов, 2012б, с. 55

Типовой вид – Oxia karakalpakensis Nessov, 1985; ранний мел Узбекистана.

Рис. 54. Левая зубная кость Oxia karakalpakensis Nessov, 1985 (Xenosauridae) лабиально; голотип ЦНИГР музей, № 28/12000 (по: Gao, Nessov, 1988, фиг. 3; Алифанов, 2012б, рис. 23); Узбекистан, Каракалпакистан, местонахождение Ходжакуль; нижний мел, верхний альб, свита не определена.

Диагноз. Зубные кости имеют прогиб в средней части. Меккелева борозда рострально узкая. Зубы цилиндрические и имеют притупленную верхушку. Задние зубы утолщены, крупнее и выше передних. Всего на зубных костях по 20 зубов.

Видовой состав. Типовой вид.

Oxia karakalpakensis Nessov, 1985

Рис. 54

Oxia karakalpakensis: Несов, 1985, с. 209, табл. 1, фиг. 1, 2; Gao, Nessov, 1988, p. 294, fig. 3; Alifanov, 2000, p. 382; Алифанов, 2012б, с. 55, рис. 23.

Голотип – ЦНИГР музей, № 28/12000; левая зубная кость; Узбекистан, Каракалпакистан, местонахождение Ходжакуль; нижний мел, верхний альб, свита не определена.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Отнесение к какой-либо группе ящериц Oxia karakalpakensis Nessov, 1985 вызывает затруднение в силу неполноты материала, затрудняющей критику предложенного семейственного определения, которое носит вероятностный характер. По короткому ангулярному отростку зубных костей и борозде, отделяющей короноидный и супраангулярный отростки этих же костей, O. karakalpakensis, предположительно, принадлежит диплоглоссам. К Xenosauridae вид отнесён по строению зубов, которые больше соответствуют Xenosaurus.

Материал. Кроме голотипа; экз. ЦНИГР музей, № 29/12000, № 43/12000, № 44/12000, зубные кости с зубами; типовое местонахождение.

Xenosauridae gen. et sp. nov.

Материал. Экз. ПИН, № 3334/521, № 3334/522 (рис. 55); зубные кости с зубами; Монголия, Увэрхангайский аймак, местонахождение Хобур; нижний мел, верхний апт–нижний альб, хухтыкский горизонт, свита не определена.

Рис. 55. Левая зубная кость Xenosauridae gen. et sp. nov. лабиально; экз. ПИН, № 3334/522; Монголия, Уверхангайский аймак, местонахождение Хобур; нижний мел, хухтыкский горизонт, свита не определена.

Замечания. Зубные кости относительно длинные, тонкие и слабо расширены окципитально. Их задний край спрямлен. Фланг субдентального гребня узкий и ростраль расширен слабо. Зубы высокие, в целом прямые. Крупнейшие из них расположены в средней части ряда. Число зубов – 20. На них развито характерное для группы ростральное плечо близ основания единственной вершинки зуба. От Oxia Nessov, 1985 находки из Хобура отличаются небольшими размерами, тонким флангом субдентального гребня и наличием рострального плеча зубов.

НАДСЕМЕЙСТВО ANGUIOIDEA GRAY, 1825

Диагноз. Остеодермальный панцирь сплошной. Надглазничные кости рудиментарные, лежат ниже слоя надглазничных остеодерм.

Состав. Семейства: Anguidae Gray, 1825; поздний мел Центральной Азии–современность (всесветно, кроме Австралии); Glyptosauridae Marsh, 1872; поздний мел–миоцен Северной Америки, эоцен–ранний олигоцен Азии, палеоцен–поздний эоцен Европы.

Семейство Anguidae Gray, 1825

Типовой вид – Anguis Linneaus, 1758.

Диагноз. Головные остеодермы обычно прирастают к костям крыши черепа в виде крупных щитков. Остеодермы перекрывающиеся, округлые или прямоугольные по форме. Поверхность остеодерм выемчатая.

Состав. Подсемейства: Anguinae Gray, 1825; современность Северной Африки, Передней и Центральной Азии; нижний олигоцен–современность Европы, поздний миоцен–современность Северной Америки; Diploglossinae Bocourt, 1873–1879; плейстоцен–современность Южной и Центральной Америки, ранний эоцен Северной Америки; Gerrhonotinae McDowell et Bogert, 1954; поздний мел–современность Северной и Центральной Америки; Bainguinae Borsuk-Bialynicka, 1984; поздний мел Центральной Азии.

Замечания. Anguidae – широко распространённая группа ящериц, систематика которой разработана ещё недостаточно. Разделение семейства Anguidae на подсемейства Anguinae, Diploglossinae и Gerrhonotinae предложено относительно недавно (McDowell, Bogert, 1954; Meszoely, 1970). В качестве подсемейств в составе семейства обычно рассматриваются Anniellinae и ископаемые Glyptosaurinae, которые ранее признавались семействами.

Особенно спорна систематика Anguinae. Группа характеризуется редукцией конечностей, уплощёнными височными дугами, исключением из состава обрамления глазниц заглазничных костей, коническими зубами, небольшими фронтопариетальными остеодермальными щитками, остеодермами циклоидного типа. М. Ож (Augé, 2005) под влияни-

ем ранних авторов (Gauthier, 1982; Sullivan, 1987) предложил разделить подсемейство Anguinae на трибы Anguini и Ophisaurini. При этом Anguini включают, кроме типового (?олигоцен, миоцен–современность Европы, современность Азии и Северной Африки), роды Dopasia (олигоцен–миоцен Европы, современность Северной Африки, Азии, Борнео и Суматры), Ophisauriscus Kuhn, 1940 (эоцен Европы), Helvetisaurus Auge, 2005 (эоцен Европы) и Pseudopus (поздний олигоцен–современность Европы, современность Ближнего Востока и Центральной Азии). В состав последнего входят современный Pseudopus apodus (изолированность данного вида от других видов рода Ophisaurus, в который он ранее помещался, показана по молекулярным данным) и ископаемые P. pannonicus Kormos, 1911 и P. moguntinus Boettger, 1875. Часть видов Ophisaurus рассмотрена как синонимы Ophisauriscus quadrupes Kuhn, 1940 или в составе рода Helvetisaurus Auge, 2005. Объединение Pseudopus и Anguis в одной трибе спорно, поскольку оно не соответствует представленному диагнозу, построенному на особенностях зубной системы (немногочисленные и клыковидные зубы у Anguini; цилиндрические с апикальной штриховкой у Ophisaurini). В Северной Азии Anguinae предварительно отмечены в миоцене. Их представители (Pseudopus, Anguis) обнаружены, в частности, в Азербайджане, Башкирии, Казахстане, Молдавии и на Украине (Зерова, Чхиквадзе, 1984).

На фоне проблем систематики ангвид современного типа включение в состав семейства ископаемых и довольно разнообразных Glyptosauridae выглядит спорно, хотя очевидных морфологических отличий современной и ископаемой группы немного, что подчёркивает некоторую условность всех выделенных таксонов.

Подсемейство Bainguinae Borsuk-Bialynicka, 1984, rank nov.

Типовой род – Bainguis Borsuk-Bialynicka, 1984; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Головные остеодермы изредка перфорированы. Интерпариетальный остеодермальный щиток к теменной кости не прирастает. Заглазничные и височные дуги тонкие. Заглазничные кости в состав орбит не входят. Алярный отросток переднеушных костей короткий или отсутствует. Зубы немногочисленные, с расширенными основаниями. Конечности не редуцированы. Туловищные остеодермы перекрывающиеся, субпрямоугольной формы.

Состав. Типовой род.

Замечания. Дж. Конрад (Conrad, 2008) рассматривает Bainguidae как группу, внешнюю по отношению к Autarchoglossa. В семейство, кроме Bainguis Borsuk-Bialynicka, 1984, он включает также ряд ископаемых сцинкоморф: Eoxanta Borsuk-Bialynicka, 1988 (Eoxantidae, Xantusiomorpha), Myrmecodaptria Gao et Norell, 2000 (Ardeosauridae, Leptoglossa) и, судя по кладограммам (в тексте этот вид в составе семейства не указан),

Globaura venusta Borsuk-Bialynicka, 1988 (Globauridae, Leptoglossa). В анализе Ж. Готье (Gauthier et al., 2012) род и соответствующее ему семейство (подсемейство) отсутствуют. С нашей точки зрения, ревизия связей Bainguis parvus Borsuk-Bialynicka, 1984 в будущем может стать поводом для ревизии подсемейств Anguidae в сторону повышения их рангов.

Род **Bainguis Borsuk-Bialynicka, 1984**

Bainguis: Borsuk-Białynicka, 1984, p. 20; Gao, Hou, 1996, p. 589; Алифанов, 2012б, с. 57.

Типовой вид – Bainguis parvus Borsuk-Bialynicka, 1984; поздний мел Южной Монголии и Северо-Восточного Китая.

Диагноз. Ящерицы с длинным и узким черепом длиной до 30 мм. Орбиты небольшие. Теменного отверстия нет. Лобные кости парные. Субольфакторные отростки выражены. Основная затылочная кость небольшая. Нёбные зубы отсутствуют. Ветви нижней челюсти тонкие. Венечные кости удлиненные.

Видовой состав. Типовой вид.

Bainguis parvus Borsuk-Bialynicka, 1984

Рис. 56

Bainguis parvus: Borsuk-Białynicka, 1984, p. 21, pl. 2, fig. 1, 2; fig. 4, c, 5, 6; Gao, Hou, 1996, p. 589, fig. 6, a–c; Алифанов, 2000, с. 73; Alifanov, 2000, p. 382; Алифанов, 2012б, с. 58, рис. 25.

Голотип – ZPAL, № MgR-II/46, череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Баин-Дзак; верхний мел, нижний–средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская свита.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Поздний мел Южной Монголии.

Замечания. М. Борсук-Бялыницка (Borsuk-Białynicka, 1984), полагаясь на немногочисленный ряд признаков, включила Bainguis parvus в семейство Bainguidae, для которого предположила отдаленное родство с ангвиморфами в рамках грады “преангвиморф”. Однако известный у некоторых ангвид комплекс признаков (вентральное положение ростральной части меккелева канала, формирование двух крупных фронтопариетальных щитков на костях крыши черепа, тонкие височные дуги, исключение заглазничной кости из обрамления орбит) делает вероятной связь ископаемой формы с собственно ангвидами (Borsuk-Białynicka, 1991). Судя по строению верхней височной дуги (все её элементы тонкие, заглазничные кости исключены из состава орбитальных краев) и по прямоугольной форме остеодерм, B. parvus может представлять в составе Anguidae самостоятельное подсемейство, возможно, близкое к современным Gerrhonotinae. Однако дискуссия в отношении родства этой формы с появлением последней поправки должна быть продолжена.

Элементы посткраниального скелета Bainguis parvus Borsuk-Bialynicka, 1984 (Bainguis sp. cf. B. parvus) обнаружены в позднем мелу Китая (Gao, Hou, 1996).

Материал. Голотип; экз. ZPAL, № MgR-II/90, ювенильный череп; экз. ZPAL, № MgR-II/9–№ MgR-II/11, фрагменты посткраниального скелета и остеодермы; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Баин-Дзак; верхний мел, нижний–средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская свита.

Семейство Glyptosauridae Marsh, 1872

Типовой род – Glyptosaurus Marsh, 1871; эоцен Северной Америки.

Диагноз. Ангвиморфы с робустным черепом, ясно выраженными верхними височными окнами, вхождением заглазничных костей в обрамление орбит и сильно озубленными костями нёба. Поверхность головных и туловищных остеодерм зернистая. Головные остеодермы полигональной или прямоугольной формы. Зубы часто с конической вершинкой, которая может иметь небольшие плечи у своего основания.

Состав. Подсемейства: Glyptosaurinae Marsh, 1872; средний палеоцен–ранний миоцен Северной Америки, поздний эоцен Европы, ранний эоцен–ранний олигоцен Центральной Азии; Melanosaurinae Sullivan 1979; поздний мел–поздний олигоцен Северной Америки, средний–поздний эоцен Европы, палеоцен–ранний миоцен Центральной Азии.

Замечания. Glyptosauridae – семейство мел–палеогеновых ангвиморф, которое часто рассматривают как подсемейство Anguidae. В обособленное положение Glyptosauridae ставит форма и поверхностная скульптура остеодерм, большое таксономическое разнообразие, особое географическое распространение (в отличие от Anguidae, они неизвестны в Южной Америке), а также длительность существования (с позднего мела). Расцвет группы пришелся на палеоген Северной Америки, отчасти Европы и Азии. Состав семейства и его отдельных родов нестабильны.

Обычно глиптозаврид разделяют на два различающихся по строению остеодерм головы подсемейства: Glyptosaurinae и Melanosaurinae. У первых остеодермы небольшие и самостоятельные, а у вторых прирастают к костям черепа в виде крупных щитков. Такая классификация выглядит условно, что объяснимо фрагментарностью многих находок. Более архаично второе надсемейство (Estes, 1983a). К нему мы предварительно относим ряд проблематичных форм с заострёнными зубами.

Наличие глиптозаврид в Азии первым указал Ч. Гилмор (Gilmore, 1943) по находке лобной кости с остеодермальными полигональными щитками из позднего эоцена (формация шара-мурун) Китая (Внутренняя Монголия) в качестве Glyptosaurus cf. nodosus. Позднее образец был отнесён к новому виду – Helodermoides mongoliensis (Sullivan, 1979) и роду Placosaurus Gervais, 1848–1852 (Estes, 1983a). Последний прежде был известен из палеогена Северной Америки и Европы (Estes, 1964, 1983a; Meszoely, 1970; Gautier, 1982).

Рис. 56. Череп Bainguis parvus Borsuk-Bialynicka, 1984, дорсально. Anguidae; голотип ZPAL, № MgR-II/46 (по: Borsuk-Białynicka, 1984, фиг. 5; Алифанов, 2012б, рис. 25); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Баин-Дзак; верхний мел, нижний–средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская свита.

Подсемейство Glyptosaurinae Marsh, 1872

Диагноз. Остеодермы в районе крыши черепа крупных щитков не образуют.

Состав. Кроме типового, роды: Eoglyptosaurus Sullivan, 1979; ранний эоцен Северной Америки; Helodermoides Douglass, 1903; ранний олигоцен Северной Америки; Paraglyptosaurus Sullivan, 1979; ранний эоцен–ранний олигоцен Северной Америки; Placosaurus Gervais, 1848–1852; поздний эоцен Франции, Германии, Монголии и Китая.

Род **Placosaurus Gervais, 1848–1852**

Helodermoides (partim): Douglass, 1903, p. 160.

Placosaurus: Estes, 1983a, p. 158; Augé, 2005, p. 192; Sullivan, Augé, 2006, p. 128.

Типовой вид – Placosaurus rugosus Gervais, 1848–1852; поздний эоцен Франции.

Диагноз. Лобные кости сросшиеся, немного изогнуты при виде сбоку. По орбитальному краю лобных костей формируется один–два ряда остеодерм.

Видовой состав. Кроме типового, P. estesi Sullivan et Auge, 2006; средний эоцен Франции; P. europaeus (Filhol, 1876); P. mongoliensis (Sullivan, 1979); поздний эоцен Китая.

Замечания. Placosaurus – плохо изученный род, близкий к Paraglyptosaurus Sullivan, 1979. Р. Салливан (Sullivan, 1979) относил его к nomen dubium. Однако затем таксон все же удалось диагностировать (Estes, 1983a; Sullivan, Augé, 2006). Лучше известный P. europaeus (Filhol, 1876) установлен по челюстным костям с зубами. Последние тонкие, высокие и немного искривленные. Основание зубов заужено, а верхушка расширена продольно. Видовой состав рода приведен по работе Р. Салливана и М. Ожа (Sullivan, Augé, 2006), которые большую часть видов рода (P. gaudryi, P. margariticeps, P. gallae, P. cayluxi, P. waltheri) относят к nomina dubia. Вид P. quercyi Filhol, 1882 рассмотрен (Augé, Sullivan, 2006) в роде Paraplacosauriops (Melanosaurinae). Род Placosaurus Kuhn, 1940 (Glyptosaurinae indet.: Чхиквадзе, 1985; Glyptosauridae gen. indet.: Алифанов, 2012б) по остеодермам (без номеров) указан (Зерова, Чхиквадзе, 1984) из позднего эоцена–раннего олигоцена (верхняя часть аксыирской и кустовской свит) Казахстана (Зайсанская котловина).

Placosaurus sp. 1

Placosaurus cf. europaeus: Алифанов, 2000, с. 74; Алифанов, 2012б, с. 61.

Материал. Экз. ПИН, № 4751/4, фрагмент левой зубной кости с зубами; Монголия, Восточно-Гобийский аймак, местонахождение Хоер-Дзан; палеоген, нижний олигоцен, свита эргилийн-дзо.

Замечания. Определение сделано по изолированной зубной кости, с тонкими зубами и слабо развитой штриховкой на эмали их апикальной части. От Placosaurus europaeus (Filhol, 1876) находка из Хоер-Дзана отличается небольшими размерами и незначительным дугообразным изгибом зубов.

Placosaurus sp. 2

Табл. V, фиг. 2

Placosaurus sp.: Алифанов, 2000, с. 74, рис. 39, б, в; Алифанов, 2012б, с. 61, рис. 26.

Материал. Экз. ПИН, № 4751/2; левая верхнечелюстная кость с приросшими остеодермами; Монголия, Восточно-Гобийский аймак, местонахождение Хоер-Дзан; палеоген, нижний олигоцен, свита эргилийн-дзо.

Замечания. Образец внешне сходен с Placosaurus europaeus (Filhol, 1876). От Placosaurus sp. 1 отличаются более массивными и выпрямленными зубами.

Подсемейство Melanosaurinae Sullivan, 1979

Типовой род – Melanosaurus Gilmore, 1928; ранний эоцен Северной Америки и Европы.

Диагноз. Остеодермы прирастают к костям крыши черепа. Из них крупным является лобный щиток, за которым расположены два сомкнутых лобно-теменных щитка, а далее идут непарный интерпариетальный и два теменных щитка. Крупные остеодермальные чешуи прирастают к верхнечелюстным костям.

Состав. Кроме типового, роды: Melanosaurus Gilmore, 1928; ранний эоцен Северной Америки и Европы; Apodosauriscus Gauthier, 1982; Arpadosaurus Meszoely, 1970; ранний эоцен Северной Америки; Machaerosaurus Gilmore, 1928; средний палеоцен–средний олигоцен Северной Америки; Odaxosaurus Gilmore, 1928; поздний мел–поздний палеоцен Северной Америки; Paraxestops Hoffstetter, 1961; поздний эоцен Европы; Peltosaurus Cope, 1872; олигоцен Северной Америки; Placosauriops Kuhn, 1940; средний эоцен Европы; Proxestops Gauthier, 1981; поздний палеоцен–ранний эоцен Северной Америки; Xestops Cope, 1873; средний–поздний эоцен Северной Америки.

Замечания. Из позднего олигоцена Монголии (местонахождение Шанд-Гол; Долина озер, Баянхонгорский аймак) (Böhme, 2007) по серии остеодерм определён представитель Melanosaurinae [gen. indet.].

Melanosaurinae gen. indet. 1

Табл. V, фиг. 3, 4

Paraglyptosaurus sp.: Алифанов, 2000, с. 74; Алифанов, 2012б, с. 60.

Материал. Экз. ПИН, № 4757/5, фрагмент левой верхнечелюстной кости с зубами; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Цаган-Хушу; палеоген, нижний эоцен, свита наран-булак, пачка бумбан.

Замечания. Образец демонстрирует длинные и притупленные зубы, лишённые обычной для ангвиоидей штриховки на эмали верхушечной части. Из-за небольшого центрального бугорка зубы кажутся трёхвершинными. Точное определение рода затруднительно, поскольку зубы разных родов и видов глиптозаврид имеют сходство, а роды и виды выделены с учётом остеодерм. По форме и размерам зубов монгольская форма напоминает европейского Placosauriops sp. (Augé, 2005, фиг. 147).

Melanosaurinae gen. indet. 2

Рис. 57

Scincomorpha fam. indet.: Gao, Dashzeveg, 1999, p., fig, 6, A, B.

Материал. Экз. PSS, № 41/110, фрагмент правой верхнечелюстной кости, № 41/111, фрагмент зубной кости с зубами; Монголия, Восточно-Гобийский аймак, местонахождение Мерген; палеоген, средний эоцен, формация не определена.

Замечания. Один из двух указанных экземпляров (PSS, № 41/110) – это фрагмент центральной части правой верхнечелюстной кости с шестью сохранившимися высокими и тесно посаженными зубами. Другой экземпляр (PSS, № 41/111) представляет собой фрагмент правой зубной кости с пятью последними зубами. Зубы прямые и высокие, выступают на треть выше высокого зубного гребня. Их верхушки конические, а кончики слабо загнуты вовнутрь, как у экз. PSS, № 41/110. Следов бороздчатости нет. Верхняя треть зубов немного уплощена лабио-лингвально**.** Фрагмент зубной кости демонстрирует массивность и узкий меккелев канал.

Рис. 57. Фрагменты челюстных костей Melanosaurinae gen. indet., Glyptosauridae (по: Gao, Dashzeveg, 1999, фиг. 6, A, B); Монголия, Восточно-Гобийский аймак, местонахождение Мерген; палеоген, средний эоцен, свита не определена: *а* – фрагмент правой верхнечелюстной кости; экз. PSS, № 41/110; *б* – фрагмент правой зубной кости, экз. PSS, № 41/111.

Оба экземпляра принадлежат одному виду, судя по строению зубов. В первоописании допущена их принадлежность к сцинкоморфам на основании формы субдентального гребня и узкого меккелева канала (Gao, Dashzeveg, 1999). Однако следует заметить, что сцинкоморф в палеогене Азии нет. Узкий меккелев канал, выявленный на экз. PSS, № 41/111, характерен для Anguimorpha в средней части зубной кости. Кроме того, по строению зубов указанные образцы более всего близки к глиптозавридам родов Apodosaurisus Gauthier, 1982 из раннего эоцена Вайоминга и Machaerosaurus Gilmore, 1928 из палеоцена Северной Америки. Плотное расположение зубов указывает на возможность родства ангвиморфа из Мергена с Apodosauriscus Gauthier, 1982. Последнюю форму Р. Эстес (Estes, 1983a), вслед за Ж. Готье (Gauthier, 1982), включает в состав Anguidae (Anniellinae). С этим заключением трудно согласиться, поскольку данная форма обладает типичными для глиптозаврид остеодермами, которых у Anniella нет. Точную систематичскую принадлежность образцов установить можно вместе с более полными находками.

Melanosaurinae gen. indet. 3

Рис. 58

Scincomorpha fam. indet.: Gao, Dashzeveg, 1999, p., fig, 6, c, d.

Материал. Экз. PSS, № 41/112, № 41/113, фрагменты зубных костей; Монголия, Восточно-Гобийский аймак, местонахождение Мерген; палеоген, средний эоцен, свита не определена.

Замечания. Два фрагмента костей представляют левую зубную кость, её передний и задний конец. По размерам и строению зубов они идентичны, но принадлежат разным особям, судя по различным пропорциям субдентального фланга. По этим образцам зубная кость представляется короткой и несущей 15–17 зубов. Боковая поверхность зубной кости сильно выпуклая. Меккелев канал неглубокий. Зубы расположены плотно и немного наклонены рострально. За челюстной край выступает верхняя треть зубов. Зубные коронки являются более или менее усечёнными, но имеют небольшой острый выступ, который немного изогнут вовнутрь. Коронки медиально несут бороздчатость. В основании некоторых зубов выражены ямки резорбции.

В первоописании допускается принадлежность образцов ранее неизвестному таксону ящериц (Gao, Dashzeveg, 1999), но формально они отнесены к Scincomorpha на основании присутствия сохранившегося короноидного отростка зубной кости. Некоторые особенности зубной кости интерпретируются как сходство с Contogenys Estes 1969, сцинкоморфом из позднего мела Северной Америки. С нашей точки зрения, образцы из местонахождения Мерген соответствуют Glyptosauridae (см. выше) из местонахождения Цаган-Хушу (см. выше) в Южной Монголии и могут принадлежать общей форме.

Рис. 58. Фрагменты левых зубных костей лабиально Melanosaurinae gen. indet., Glyptosauridae; Монголия, Восточно-Гобийский аймак, местонахождение Мерген; палеоген, средний эоцен, свита не определена: *а* – экз. PSS, № 41/112, окципитальный фрагмент; *б* – экз. PSS, № 41/113, ростральный фрагмент (по: Gao, Dashzeveg, 1999, фиг. 6, C, D).

ИНФРАОТРЯД SCINCOMORPHA CAMP, 1923

Диагноз. Слезные кости часто редуцированы. Короноидный отросток зубных костей выражен и налегает на латеральную поверхность дорсального и лабиального (если есть) отростков венечных костей. Супраангулярный отросток зубных костей небольшой или отсутствует. Ангулярный отросток крупный, обычно пересекает уровень центра венечных костей. Между короноидным и ангулярным отростками зубных костей часто сформирована обширная вырезка.

Состав. Микроотряды: Xantusiomorpha Alifanov, 2000; ранний мел–современность Северной Америки, мел Центральной Азии, современность Юго-Восточной Азии; Leptoglossa Cope, 1900; средняя юра Европы и Азии–современность (всесветно).

Замечания. Это один из самых сложных для понимания инфраотрядов ящериц. В его составе традиционно рассматривается серия проблематичных семейств, часто в надсемействе Lacertoidea. Нами последняя группа воспринимается сборной и заслуживающей ревизии. Типичные сцинкоморфы включают два микроотряда: платинопалатинарных Xantusiomorpha и диплоглоссопалатинарных Leptoglossa.

МИКРООТРЯД XANTUSIOMORPHA ALIFANOV, 2000

Диагноз. Остеодерм тела и головы нет. Предглазничная часть черепа короткая. Тип нёба платинотопалатинарный. Зубов не более 15 на каждой челюстной кости.

Состав. Надсемейства: Xantusioidea Baird, 1859; ранний мел–современность Центральной и Северной Америки; Dibamoidea Boulenger, 1884; современность Юго-Восточной Азии и Северной Америки; Slavoioidea Alifanov, 1993, мел Центральной Азии.

Замечания. Монотипичные Xantusioidea Baird, 1859 – базальная группа микроотряда в силу отсутствия у них верхних височных и субрбитальных окон (отмечаются у соременных Xantusiidae и у, видимо, близкого к ним Tepexisaurus tepexii (Scincomorpha [fam indet.]: Reynoso, Callison, 2000) из раннего мела Мексики. Наиболее разнообразны и продвинуты в микроотряде ископаемые Slavoioidea из мела Центральной Азии.

Надсемейство Slavoioidea Alifanov, 1993

Диагноз. Височные дуги всегда полные. Верхние височные окна выражены. Заглазничные кости формируют антеромедиальный отросток, который вложен в ложбину раздвоенного латерального отростка заднелобных костей. Лабиальный отросток венечных костей всегда сформирован. Аддукторные ямы крупные.

Состав. Семейства: Eoxantidae Alifanov, 1993; мел Центральной Азии; Slavoiidae Alifanov, 1993; поздний мел Центральной Азии; Hodzhakuliidae Alifanov, 1993; ранний мел Центральной и Восточной Азии.

Замечания. Все три семейства в составе надсемейства представляют собой разные морфологические типы по строению зубной системы, височных дуг и глазниц. В надсемействе филогенетически сестринскими являются семейства Slavoiidae и Hodzhakuliidae. Последнее определяется по строению передней части угловой кости, которая ориентирована вертикально и разделяет вентральный край зубной кости и задний край пластинчатой кости (Алифанов, 2016а).

Семейство Eoxantidae Alifanov, 1993

Типовой род – Eoxanta Borsuk-Bialynicka, 1988; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Глазницы крупные. Связи предлобных и заднелобных костей нет. Височные окна закрыты крупными заднелобными костями. Кости височных дуг уплощены. Зубы конические или двухвершинные.

Состав. Типовой род.

Замечания. М. Борсук-Бялыницка (Borsuk-Białynicka, 1988) предположила связь описанной ею Eoxanta из позднего мела Монголии с современными североамериканскими Xantusiidae на основе ряда морфологических сходств (например, укороченный ринальный отдел черепа и платинотопалатинарный тип нёба). Вместе с тем от её внимания ускользнули важные для классификации признаки, которые сближают этот род со Slavoia Sulimskii, 1984, также открытого в позднем мелу Монголии (Алифанов, 2000). Обе формы, действительно, сходны по типу строения нёба с ксантузиидами, но имеют собственную комбинацию продвинутых (например, наличие верхних височных окон) и архаических (например, самостоятельность заднелобных и заглазничных костей, контакт лобных и верхнечелюстных костей) особенностей. По другой точке зрения, Eoxanta Borsuk-Bialynicka, 1988 невозможно определить точнее, чем Scincomorpha incertae sedis (Gao, Norell, 2000), но отмечена связь этой формы с Myrmecodaptria (M. microphagosa) Gao et Norell, 2000 (Ardeosauridae; см. ниже). Она классифицирована также в рамках таких ископаемых групп, как семейство Bainguidae (Conrad, 2008; см. Anguidae) и Globauridae (Gauthier et al., 2012; см. Ardeosauroidea).

Род **Eoxanta Borsuk-Bialynicka, 1988**

Eoxanta: Borsuk-Białynicka, 1988, p. 222; Gao, Norell, 2000, p. 89; Alifanov, 2000, p. 379; Алифанов, 2000, с. 62; Алифанов, 2012б, с. 20.

Типовой вид – Eoxanta lacertifrons Borsuk-Bialynicka, 1988; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Носовые отверстия ориентированы антеродорсально. Лобные кости ростально не расширены. Ольфакторные отростки лобных костей выражены. Кости височных дуг уплощены. Сошники и наружнокрыловидные кости крупные. Нёбного озубления нет. Ретроартикулярные отростки длинные и заостренные. Меккелевы каналы открыты щелевидно впереди пластинчатых костей на протяжении первой трети зубного ряда. На верхнечелюстных костях по девять, а на зубных по 12 эуплевродонтных зубов. На зубах выражена дополнительная вершинка, расположенная ростральнее основной.

Видовой состав. Типовой вид.

Замечания. Данные о наличии на зубах Eoxanta lacertifrons Borsuk-Bialynicka, 1988 дополнительной ростральной вершинки приведены нами в диагнозе рода на основании изучения экз. ПИН, № 3142/360.

Eoxanta lacertifrons Borsuk-Bialynicka, 1988

Рис. 59, табл. VI, фиг. 1, 2

Eoxanta lacertifrons: Borsuk-Białynicka, 1988; p. 222, pl. 1, fig. 2, pl. 2, fig. 2, pl. 5, fig. 1–3, pl. 6, fig. 3, pl. 7, fig. 4, pl. 8, fig, 2; Gao, Norell, 2000, p. 89; Alifanov, 2000, p. 379; Алифанов, 2000, с. 62; Алифанов, 2012б, с. 20, рис. 4.

Рис. 59. Реконструкция черепа и нижней челюсти Eoxanta lacertifrons Borsuk-Bialynicka, 1988, Eoxantidae (по голотипу ZPAL, № MgR-III/37; Borsuk-Białynicka, 1988, табл. 1, фиг. 2, табл. 2, фиг. 2;): *а* – череп сверху, *б* – то же снизу, *в* – правая ветвь нижней челюсти лабиально, *г* – то же лингвально (Алифанов, 2012б, рис. 4); Монголия, Южно-Гобийский аймак; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Голотип – ZPAL, № MgR-III/37, череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Поздний мел Южной Монголии.

Материал. Голотип; экз. ZPAL, № MgR-III/38; экз. ПИН, № 3142/360 (местонахождение Хермин-Цав); экз. ZPAL, № MgR-I/61, № MgR-I/74 (Хульсан); экз. IGM, № 3/168 (Ухаа-Толгод); черепа разной степени сохранности; Монголия, Южно-Гобийский аймак; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Eoxantidae gen. et sp. nov.

Табл. VI, фиг. 3

Slavoiidae gen. nov.: Алифанов, 2000, с. 61.
Slavoiidae [Slavoia sp.]: Алифанов, 2012б, с. 18.

Материал. Экз. ПИН, № 3334/520, № 3334/555, № 3334/556, зубные кости с зубами; Монголия, Уверхангайский аймак, местонахождение Хобур; нижний мел, хухтыкский горизонт, свита не определена.

Замечания. Нижний край зубных костей спрямлён и слабо подогнут медиально. Меккелев канал рострально ориентирован вниз. На зубных костях выражено 15 площадок для прикрепления зубов. Зубы имеют слабо притупленную вершинку. Рострального плеча нет. Коронки немного расширены в средней части, а ближе к основанию заметно заужены. Соседние зубы расположены с небольшим промежутком. От типового вида семейства форма из Хобура отличается спрямлённым нижним краем зубных костей, вентральной ориентацией ростральной части меккелева желобка, бóльшим числом зубов, отсутствием их рострального плеча и тесным расположением. Зубы по строению сходны со Slavoia Sulimski, 1984, но отличаются большим числом и притупленностью. К Eoxantidae форма из Хобура филогенетически близка по широкому медиально меккелеву каналу.

Семейство Slavoiidae Alifanov, 1993

Типовой род – Slavoia Sulimski, 1984; поздний мел Центральной Азии.

Диагноз. Предглазничная часть черепа короткая. Глазницы очень маленькие. Окципитальный отросток верхнечелюстных костей укорочен. Лобные и носовые кости широкие. Заднелобные и предлобные кости в контакте. Пластинчатые кости редуцированы с образованием впереди них открытой меккелевой борозды. Зубы конические, гиперплевродонтные по прикреплению. Их 8–12 по числу. Конечности выражены.

Состав. Типовой род.

Рис. 60. Реконструкция черепа Slavoia darevskii Sulimski, 1984, Slavoiidae: *а* – сверху, б – левая часть нёбной поверхности вентрально, в – сбоку и с правой ветвью нижней челюсти (Алифанов, 2000, рис. 26; Alifanov, 2000, фиг. 18.9; 2012б, рис. 3; Алифанов, 2012б, рис. 3); Монголия, Южно-Гобийский аймак; верхний мел, средний кампан, джажохтский горизонт, джадохтская и барунгойотская свиты.

Род **Slavoia Sulimski, 1984**

Slavoia: Sulimski, 1984, p. 144; Gao, Norell, 2000, p. 86; Alifanov, 2000, p. 379; Алифанов, 2000, с. 61; Алифанов, 2012б, с. 18.

Типовой вид – Slavoia darevskii Sulimski, 1984; поздний мел Центральной Азии.

Диагноз. Череп длиной не более 15 мм. Носовые отверстия небольшие, ориентированы ростролатерально. Ольфакторные отростки лобных костей выражены. Связь скуловых и чешуйчатых костей отсутствует. На крыловидных костях может быть развито несколько зубов. Межптеригоидная яма обширная. Ветви нижней челюсти массивные. Зубы высокие, цилиндрические, заостренные на конце. На зубных костях они расположены радиально. На предчелюстных костях по 5, на верхнечелюстных и зубных костях не более 9–10 зубов. Шейных позвонков 7, предкрестцовых 26. Межключица крестообразная, с широкими латеральными отростками.

Видовой состав. Типовой вид.

Slavoia darevskii Sulimski, 1984

Рис. 60; табл. VI, фиг. 4, 5

Slavoia darevskii: Sulimski, 1984, p. 144, pl. 26–28; fig. 1–3; Gao, Norell, 2000, p. 86, fig. 28; Алифанов, 2012б, с. 18, рис. 3, фототабл. I, фиг. 1; Tałanda, 2016, p. 1, fig. 1, 4, 5.
Slavoia darevskyi: Alifanov, 2000, p. 379, fig. 18.7; Алифанов, 2000, с. 61, рис. 26.

Голотип – ZPAL, № MgR-I/8, скелет с черепом; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Поздний мел Монголии.

Замечания. В первоописании для Slavoia darevskii Sulimski, 1984 отмечалось необычное смешение черт. Без конкретной аргументации допускалась связь этого вида с микротейидами (Gymnophthalminae). Другие авторы формально классифицировали его как Scincomorpha incertae sedis (Gao, Norell, 2000), рассматривали в качестве базального члена клады Scincoidea (Scincidae и Scincophidia: Feyliniidae, Acontiidae, Dibamidae, Amphisbaenia, Serpentes: Conrad, 2008) или указывали на непосредственную связь с амфисбенами (Tałanda, 2016). Нами сначала предполагалась близость S. darevskii со сцинкоморфным семейством Acontiidae, для представителей которого, как и для ископаемой формы, характерно укороченное рыло, редуцированные орбиты, контакт нёбных и наружнокрыловидных костей, а иногда наличие височных дуг со слившимися заглазничными и заднелобными костями (Alifanov, 1993). Однако следует признать, что указанные сходства носят у ископаемой группы вторичный характер, судя по альтернативному состоянию ряда признаков у современного таксона. Наша текущая точка зрения (Алифанов, 2012б, 2016а) основана преимущественно на типологии нёбного комплекса и строении височных дуг. Она предполагает связь S. darevskii с семействами Eoxantidae и Hodzhakuliidae.

А. Сулимский (Sulimski, 1984) допустил у обсуждаемого вида возможность роющего или полуроющего образа жизни, а также признаки полиморфизма, которые проявляются в отсутствии или наличии теменного отверстия, выпрямленности или искривлённости лобно-носового шва и разноразмерности отдельных экземпляров. Важно обратить внимание на чрезвычайное обилие находок Slavoia darevskii Sulimski, 1984 в отложениях барунгойотской свиты, а также на примечательное их отсутствие в отложениях других позднемеловых свит Монголии.

Материал. Голотип; экз. ZPAL, № MgR-I/9–№ MgR-I/11, № MgR-I/93–№ MgR-I/117, черепа отдельно или с элементами посткраниального скелета; экз. IGM, № 3/154, череп и часть посткраниального скелета; экз. ПИН, № 4487/14, череп и передняя часть посткраниального скелета (местонахождение Хульсан); экз. ZPAL, № MgR-I/73, череп; экз. ZPAL, № MgR-I/74, фрагмент нижней челюсти; экз. ZPAL, № MgR-I/75–№ MgR-I/82, черепа отдельно или с элементами посткраниального скелета; экз. IGM, № 3/153–№ 3/159, фрагментарные черепа (Хермин-Цав); экз. ZPAL, № MgR-I/1–№ MgR-I/7, черепа и их фрагменты (Нэмэгэту); экз. IGM, № 3/145, № 3/146, черепа с элементами посткраниального скелета; экз. IGM, № 3/147–№ 3/153, фрагментарные черепа (Ухаа-Толгод); Монголия, Южно-Гобийский аймак; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Slavoia cf. **darevskii** Sulimski, 1984

Slavoia cf. darevskii: Kordikova et al., 2001, p. 398, fig. 7; Алифанов, 2012б, с. 19

Материал. Экз. KGE-sh, № 10/1, фрагмент правой зубной кости; Казахстан, Северо-Восточное Приаралье, местонахождение Шах-Шах; верхний мел, верхний коньяк–нижний сантон, бостобинская свита.

Замечания. Образец морфологически практически не отличается от Slavoia darevskii Sulimski, 1984. Находка в Казахстане расширяет представление о распространении Slavoidae, прежде ограниченного только территорией Монголии.

Семейство Hodzhakuliidae Alifanov, 1993

Типовой род – Hodzhakulia Nessov, 1985; ранний мел Монголии и Узбекистана.

Диагноз. Глазницы крупные. Предчелюстные кости непарные. Субдентальный и супрадентальный гребни дугообразно изогнуты. Постдентальная часть дорсального края зубных костей протяжённая. Ростральный конец угловых костей удлинённый, ориентирован вертикально и вклинивается между нижней кромкой зубной кости и вентральным краем крупной пластинчатой кости. Зубы высокие, эу- и субплевродонтные по прикреплению. Их число – не более 17–18 на каждой челюстной кости. Апикальная часть всех зубов уплощена лабиолингвально, а основание зубов передней половины ряда расширено поперечно и уплощено ростроокципитально. В зоне перехода фактически разнонаправленно расширенных верхушек и оснований обычно формируется медиальный уступ. Передние нижнечелюстные зубы наклонены рострально примерно на 30–45°. Для представителей семейства характерны тенденции к сокращению числа зубов, увеличению их высоты, формированию радиальной ориентации зубных осей, режущих кромок по краям заострённой вершинки и разделительных фасеток между ними, а также к удлинению неозубленной (постдентальной) части окципитального отростка верхнечелюстных костей и дорсального края зубных костей.

Состав. Кроме типового, роды: Bagaluus Alifanov, 2016; Carnoscincus Alifanov, 2016; Platynotoides Alifanov, 2016; ранний мел Монголии; Pachygenys Gao et Cheng, 1999; ранний мел Северо-Западного Китая и Японии.

Замечания. Hodzhakuliidae – эндемичное для раннего мела Центральной Азии семейство сцинкоморфных ящериц. Ранее в его состав нами (Алифанов, 2000, 2012б) включались два вида. Один из них – Hodzhakulia magna Nessov, 1985– представлен фрагментами челюстных костей из верхнеальбских (нижняя часть ходжакульской свиты) отложений Кызылкумов (Узбекистан) в разделе "Lacertilia incertae sedis", с указанием на сходство с Litakis Estes, 1964 (Mongolochamopidae, Macrocephalosauria; опред. автора) из позднего мела и с Exostinus Cope,1873 (Xenosauridae, Anguimorpha) из мела–палеогена Северной

Америки (Несов, 1985). Позднее H. magna была отнесена к Amphisbaenia (Gao, Nessov, 1998) без убедительных для такого определения морфологических аргументов. Еще один вид – Pachygenys thlastesa – описан (Gao, Cheng, 1999) в составе таксона Lacertoidea по ветви нижней челюсти из отложений апт-альбской по возрасту (Lucas, 2006) формации душань в Китае (Шаньдун). На сходство этой формы с H. magna не указано, хотя оно проявляется в высоких немногочисленных и радиально ориентированных нижнечелюстных зубах. P. thlastesa демонстрирует также необычное удлинение постдентальной части дорсального края зубной кости. Данный признак выражен и у H. magna, но сохранился только на одном образце – зубной кости без зубов (экз. ЦНИГРмузей, № 32/12000; Несов, 1985, табл. II, фиг. 15). Однако переизучавшие ящериц из раннего мела Узбекистана К. Гао и Л.А. Несов последнюю находку проигнорировали, а ее номер использовали для обозначения другого экземпляра, представляющего собой небольшой фрагмент зубной кости с зубами. Именно этот образец на иллюстрации изображен в склейке с частью, отсутствующей на более ранних изображениях (Несов, 1997, табл. 21, фиг. 20) и позднее охарактеризован как безномерной. В основе недоразумения лежит закравшаяся в первоописание H. magna опечатка, из-за которой два разных образца получили одинаковую маркировку.

Недавно ходжакулииды были представлены по фрагменту правой ветви нижней челюсти из нижнего мела (U–Pb методом возраст находки определяется примерно в 112 млн. лет, т.е. совпадает с границей апта и альба) Японии (Хего) в качестве нового вида – Pachygenys adashii Ikeda et al., 2015. Вид из Японии отличается от P. thlastesa небольшими размерами и деталями строения нижнечелюстных зубов, но несёт одинаковое с последним видом количество – девять (Ikeda et al., 2015).

Многочисленные находки раннемеловых ящериц из местонахождения Хобур в Центральной Монголии позволяют внести в проблему изучения Hodzhakuliidae новые данные. Несмотря на фрагментарность материалов, включающих, главным образом, челюстные кости с зубами, в сборах удаётся установить несколько видов этой группы (в том числе Hodzhakulia magna Nessov, 1985). Судя по находкам челюстных костей, им были свойственны отчётливо выраженные премаксиллярный и окципитальный отростки верхнечелюстных костей, обычно сопряжённые с укрупнёнными носовыми отверстиями и глазницами, а также незамкнутый медиально меккелев канал. Последние детали не согласуются с гипотезой родства ходжакулиид с Amphisbaenia. Прямо ей противоречат крупные размеры некоторых представителей обсуждаемого семейства (например, длина черепа Pachygenys thlastesa Gao et Cheng, 1999 достигала 70 мм), которые по данному параметру резко выделялись среди других, в целом небольших, раннемеловых ящериц Центральной Азии.

Обычно у пресмыкающихся увеличение размеров ведет к росту в рационе доли мелких позвоночных. У ходжакулиид этому способствовали также высокие и заострённые челюстные зубы, что указывает на уклонение представителей этого сцинкоморфного семейства морфологически в сторону платинотных ящериц (Anguimorpha). В отличие от большинства других раннемеловых семейств ящериц Центральной Азии, ходжакулииды вымерли в самом конце раннего мела. За исчезновением может стоять конкурентный проигрыш в нише мелких плотоядных хищников представителям настоящих платинот (Алифанов, 2016а).

Крупные размеры, сокращение числа зубов, их радиальное расположение, формирование режущих кромок и разделительных фасеток по бокам заострённой вершинки, а также постдентальное удлинение дорсального края зубных костей положены нами в основу реконструкции филогенетических связей родов семейства Hodzhakuliidae (рис. 61). По состоянию перечисленных признаков можно сказать следующее: Pachygenys Gao et Cheng, 1999 и Carnoscincus Alifanov, 2016 составляют пару наиболее продвинутых эволюционно форм. Platynotoides Alifanov, 2016, очевидно, более прогрессивен, чем Hodzhakulia Nessov, 1985; Bagaluus Alifanov, 2016 – наиболее архаичная для семейства форма.

Род **Hodzhakulia Nessov, 1985**

Hodzhakulia: Несов, 1985, с. 208; Алифанов, 1993, с. 79; Gao, Nessov, 1998, с. 298; Alifanov, 2000, с. 382; Алифанов, 2012б, с. 21; Алифанов, 2016а, с. 78.

Типовой вид – Hodzhakulia magna Nessov, 1985; ранний мел Центральной Азии.

Диагноз. Череп длиной 20–25 мм. Премаксиллярный отросток верхнечелюстных костей широкий в основании. Скуловой отросток этих же костей относительно короткий. Его окципитальная часть, составляющая четверть или пятую часть от длины зубного ряда, не имеет зубов. Постдентальная часть дорсального края зубных костей по длине короче зубного ряда. Фланг их субдентального гребня рострально незначительно расширен. Зубы слабо расходятся радиально и часто немного искривлены ростроокципитально. Крупнейшие зубы расположены в центральной части ряда. Близ их вершины сформированы короткие режущие кромки, обособленные лингвальными фасетками. Выступ в зоне перехода от основания к верхушечной части наиболее ростральных верхнечелюстных и нижнечелюстных зубов развит неотчетливо. На верхнечелюстных костях зубы выходят за край зубного гребня примерно на половину или треть собственной высоты. Число максиллярных зубов – восемь–девять. Нижнечелюстные зубы выступают над краем зубного гребня не более чем на треть собственной высоты. На зубных костях 11–12 зубов.

Видовой состав. Типовой вид.

Hodzhakulia magna Nessov, 1985

Табл. VII, фиг. 1–4

Hodzhakulia magna: Несов, 1985, с. 208, табл. I, фиг. 4–6, табл. II, фиг. 15;1997, с. 205, табл. 21, фиг. 1, 2, 20; Gao, Nessov, 1998, с. 298, фиг. 4; Алифанов, 2000, с. 62; 2012б, с. 21, рис. 5; Алифанов, 2012б, с. 21, рис. 5; Алифанов, 2016а, с. 78, рис. 4, а, табл. XII, фиг. 1–4.
Hodzhaculia: Alifanov, 1993, p. 10.

Голотип – ЦНИГРмузей, № 30/12000, фрагмент правой верхнечелюстной кости с зубами; Узбекистан, Каракалпакстан, местонахождение Ходжакуль; нижний мел, верхний альб, хухтыкский горизонт, свита не определена.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Ранний мел Центральной Монголии и Узбекистана.

Замечания. В коллекции Hodzhakulia magna Nessov, 1985 из Хобура отмечены различия отдельных экземпляров по степени искривленности, плотности расположения, толщине и числу зубов. Однако в сборах велика доля находок со смешанными особенностями, которые не исключают индивидуальной изменчивости. Некоторые зубные кости сходны во всех деталях с безномерным образцом из типовой коллекции H. magna (Несов, 1985, табл. XII, фиг. 6; 1997, табл. 21, фиг. 20).

Материал. Кроме голотипа, экз. ЦНИГРмузей, № 31/12000, фрагментарная левая верхнечелюстная кость с зубами; без номера, правая зубная кость с зубами; типовое местонахождение; экз. ПИН, №№ 3334/525–530, 3334/536–542, неполные зубные кости с зубами; экз. ПИН, №№ 3334/534, 535, 543, верхнечелюстные кости разной полноты; экз. ПИН, № 3334/544, предчелюстная кость; Монголия, Уверхангайский аймак, местонахождение Хобур; нижний мел, хухтыкский горизонт, свита не определена.

Род **Bagaluus Alifanov, 2016**

Bagaluus: Алифанов, 2016а, с. 79.

Типовой вид – Bagaluus primigenius Alifanov, 2016; ранний мел Центральной Монголии.

Рис. 61. Филогения родов Hodzhakuliidae.

Диагноз. Общее число верхнечелюстных зубов – более 16–18. Первые четыре из них увеличены в размерах и наклонены рострально. Остальные зубы плотно расположены и увеличиваются постепенно окципитально. Ростральные зубы выходят за кромку зубной кости на две трети своей высоты, а окципитальные – наполовину. Основания всех зубов расширены поперечно и сжаты ростроокципитально. Лингвальных фасеток близ центральной вершинки нет.

Видовой состав. Типовой вид.

Замечания. Судя по большому числу верхнечелюстных зубов, их тесному взаиморасположению и отсутствию разделительных фасеток близ центральной вершинки, Bagaluus Alifanov, 2016 – самая архаичная в составе семейства форма. По сравнению с другими родами семейства, последний также обладает рядом уникальных признаков. В их числе наличие серии увеличенных рострально верхнечелюстных зубов (установлено по основаниям этих зубов) отмечается окципитальное увеличение зубов задней половины ряда и поперечное расширение оснований всех, а не только наиболее ростральных зубов.

Bagaluus primigenius Alifanov, 2016

Табл. VII, фиг. 5, 6

Bagaluus primigenius: Алифанов, 2016а, с. 80, рис. 4, *б*, табл. 12, фиг. 5, 6.

Голотип – ПИН № 3334/512, фрагмент левой верхнечелюстной кости с зубами; Монголия, Уверхангайский аймак, местонахождение Хобур; нижний мел, хухтыкский горизонт, свита не определена.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Материал. Голотип.

Род **Platynotoides Alifanov, 2016**

Platynotoides: Алифанов, 2016а, с. 80.

Типовой вид – Platynotoides altidentatus Alifanov, 2016; ранний мел Центральной Монголии.

Диагноз. Череп до 30–35 мм длиной. Скуловой отросток верхнечелюстных костей короткий. Его окципитальная часть, составляющая четверть или пятую часть длины зубного ряда, не несёт зубов. По протяжённости постдентальный дорсальный край зубных костей незначительно уступает зубному ряду. Максиллярных зубов – восемь, нижнечелюстных – 10. Основания ростральных зубов сильно расширены поперечно и сжаты ростроокципитально. Кромки у вершин максиллярных зубов вытянутые, отделены медиальными фасетками. Верхнечелюстные зубы расположены свободно и выступают за край зубного гребня верхнечелюстных костей на половину или две трети своей высоты. Меди-

альный выступ на ростральных верхнее- и нижнечелюстных зубах незначительный. Крупнейшие максиллярные зубы – четвёртый и пятый. Нижнечелюстные зубы прямые при виде сбоку, расположены с широкими промежутками и выступают за кромку зубных костей почти на половину собственной высоты.

Видовой состав. Типовой вид.

Platynotoides altidentatus Alifanov, 2016.

Табл. VII, фиг. 7–10

Platynotoides altidentatus: Алифанов, 2016а, с. 80, рис. 4, *в*, табл. 12, фиг. 7–10.

Голотип – ПИН № 3334/531, левая зубная кость с зубами; Монголия, Уверхангайский аймак, местонахождение Хобур; нижний мел, хухтыкский горизонт, свита не определена.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Материал. Кроме голотипа, экз. ПИН, № 3334/532, фрагмент правой зубной кости; экз. ПИН, № 3334/533, верхнечелюстная кость; типовое местонахождение.

Род Carnoscincus Alifanov, 2016

Carnoscincus: Алифанов, 2016а, с. 81.

Типовой вид – Carnoscincus eublepharus Alifanov, 2016; ранний мел Центральной Монголии.

Диагноз. Череп длиной до 40–45 мм. Окципитальная часть скулового отростка верхнечелюстных костей составляет треть зубного ряда и лишена зубов. По длине постдентальная часть дорсального края зубных костей равна зубному ряду. Верхнечелюстных зубов – семь, нижнечелюстных – восемь. Кромки близ заостренной верхушки удлинённые, отделены от нее лингвальными фасетками. На серии ростральных верхне- и нижнечелюстных зубов медиальные выступы выражены отчетливо. Эти зубы выходят за край зубного гребня верхнечелюстных костей на две трети своей высоты. Самые крупные из них – третий–пятый, а самый мелкий – последний, т.е. седьмой. Основание первых нижнечелюстных зубов сильно расширено поперечно и предельно уплощено ростроокципитально. При виде сбоку зубы прямые.

Видовой состав. Типовой вид.

Замечания. Судя по наименьшему числу зубов, развитию длинных режущих кромок близ вершин, обособлению их разделительными фасетками, степени ростроокципитального сужения передних верхне- и нижнечелюстных зубов, удлинению постдентальных частей верхнечелюстных и зубных костей, Carnoscincus Alifanov, 2016 – наиболее продвинутая в семействе форма, близкая только к Pachygenys Gao et Cheng, 1999 (рис. 61).

Carnoscincus eublepharus Alifanov, 2016

Табл. VII, фиг. 11–13

Carnoscincus eublepharus: Алифанов, 2016а, с. 81, рис. 4, *г*, табл. 12, фиг. 11–13.
Hodzhakulia sp.: Alifanov, 2000, p. 382; Алифанов, 2000, с. 65, рис. 28, ж; Алифанов, 2012б, с. 22.

Голотип – ПИН, № 3334/514, правая зубная кость с зубами; Монголия, Уверхангайский аймак, местонахождение Хобур; нижний мел, хухтыкский горизонт, свита не определена.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Ранний мел Центральной Монголии и Узбекистана.

Замечания. Экз. CMGE, № 32/12000 из типовой серии Hodzhakulia magna Nessov, 1985 (Несов, 1985, табл. II, фиг. 15; 1997, табл. 21, фиг. 2) отличается от Carnoscincus eublepharus Alifanov, 2016 только меньшими размерами. Вследствие этого данный образец нами (Алифанов, 2016а) отнесен к последнему виду.

Материал. Кроме голотипа, экз. ПИН, №№ 3334/546, 547, фрагментарные зубные кости; экз. ПИН, №№ 3334/548–550, фрагментарные верхнечелюстные кости; типовое местонахождение; экз. CMGE, № 32/12000, правая зубная кость без зубов; Узбекистан, Каракалпакстан, местонахождение Ходжакуль; нижний мел, верхний альб, ходжакульская свита.

МИКРООТРЯД LEPTOGLOSSA COPE, 1900

Диагноз. Нёбо диплоглоссопалатинарного типа. Зубы обычно конические, реже притупленные, редко двух- и трёхвершинные. На челюстных костях обычно более 15 зубов.

Состав. Надсемейства: Ardeosauroidea Camp, 1923; поздняя юра и ранний мел Европы, ранний мел Северной Америки, мел Азии; Cordyloidea Gray, 1837; средняя юра–ранний мел Европы, средняя юра и поздний мел Азии, поздняя юра Северной Америки, поздняя юра и ранний мел Африки; современность Африки, Мадагаскара и Южной Америки; Scincoidea Oppel, 1811; поздний мел Европы, палеоген–современность Северной Америки и Австралии, плейстоцен–современность Азии.

Надсемейство Ardeosauroidea Camp, 1923

Диагноз. Свободные остеодермы туловища отсутствуют. Заглазничные кости обычно входят в обрамление орбит. Вторичное нёбо не формируется. Зубы конические, двухвершинные и трёхвершинные, иногда притупленные.

Состав. Семейства: Ardeosauridae Camp, 1923; поздняя юра–ранний мел Европы; мел Азии; Globauridae Alifanov, 2000; ранний мел Европы и Северной Америки, ранний и поздний мел Азии; Carusiidae Borsuk-Bialynicka, 1987; поздний мел Азии.

Замечания. Отсутствие чётких морфологических ориентиров для классификации сцинкоморф, которые не удалось обнаружить в ходе многократных попыток изучения группы, отразилось и на ардеозавроидных ящерицах. Несмотря на то, что ископаемые находки отдельных форм последних нередко представлены сравнительно полными данными (черепами и даже скелетами), представления о группе, с точки зрения определения её родственных связей, спорны. Это относится ко всем семействам надсемейства.

В указанном выше составе Ardeosauroidea охарактеризованы нами (Алифанов, 2012б). Надсемейство представляет собой группу вымерших диплоглоссопалатинарных сцинкоморф, которые не имеют развитого остеодермального покрова. Семейства отличают друг от друга деталями строения височных дуг и зубов. Наиболее разнообразно в родовидовом отношении представлено типовое семейство, а наиболее специализированными можно признать Carusiidae.

Семейство Globauridae Alifanov, 2000

Типовой род – Globaura Borsuk-Bialynicka, 1988; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Остеодермальная скульптура костей крыши черепа выражена слабо или отсутствует. Заглазничные кости формируют медиальный отросток, который вложен в ложбину раздвоенного латерального отростка заднелобных костей. Лобные кости обычно сросшиеся. Зубы часто двухвершинные, реже конические или трёхвершинные.

Состав. Кроме типового, роды: Meyasaurus (Ilerdaesaurus) Vidal, 1915; ранний мел Испании; Durotrigia Hoffstetter, 1967; поздняя юра–ранний мел Англии.

Замечания. Типовой род семейства – Globaura Borsuk-Bialynicka, 1988 – обычен для позднего мела Монголии. В первоописании (Borsuk-Białynicka, 1988) он рассматривался в составе сомнительного, с точки зрения связи со сцинкоморфами таксона Lacertoidea (sensu Estes et al. 1988), несмотря на то, что последний род – типичный представитель диплоглоссопалатинарных Scincomorpha.

Ardeosauridae и Carusiidae отличаются от Globauridae положением небольшого медиального отростка заглазничных костей в соответствующей ему выемке на медиальном фланге заднелобных костей. Такое преобразование передней части височных дуг характерно для ряда других групп ящериц. У глобаурид также нередко развиты двухвершинные зубы, как например, у Meyasaurus (Ilerdaesaurus) Vidal, 1915 из раннего мела Испании (Evans, Barbadillo, 1997). У некоторых представителей, возможно, развивалась трёхвершинность, которой предшествовала серия двухвершинных зубов (как у современных Lacertidae и Tupinambidae). Проблематичная Durotrigia Hoffstetter, 1967 (Lacertilia incertae sedis: Estes, 1983a) из поздней юры–раннего мела Англии, видимо, также является представителем Globauridae.

Tijubina (T. pontei) Bonfim-Júnior et Marques 1997 (базальные склероглоссы: Simões, 2012), известная по скелету на сланцевой породе из нижнемеловой формации крато в Бразилии, с нашей точки зрения, вероятно, также принадлежит Globauridae, судя по наличию выделенного рострального плеча на нижнечелюстных зубах.

Некоторые авторы (Gauthier et al., 2012) принимают семейство Globauridae, куда, кроме типового рода, включают также Eoxanta Borsuk-Bialynicka, 1988 (Xantusimorpha; см. выше раздел “Eoxantidae”) и Hymenosaurus Gao et Norell, 2000 (проблематичная форма, которая в первоописании предварительно рассматривалась в составе Scincoidea, см. ниже раздел “Paramacellodidae”) из позднего мела Монголии, допуская также его родство со Scincidae. В других работах обсуждаемая группа не признаётся, а её типовой род рассматривается в составе Scincomorpha incertae sedis (Gao, Norell, 2000) или Bainguidae (Conrad, 2008; нами рассматривается подсемейством Anguidae: см. выше).

Род **Globaura Borsuk-Bialynicka, 1988**

Globaura: Borsuk-Białynicka, 1988, p. 215; Gao, Norell, 2000, p. 86; Alifanov, 2000, p. 376; Алифанов, 2000, с. 60; Алифанов, 2012б, с. 27.

Типовой вид – Globaura venusta Borsuk-Bialynicka, 1988; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Предглазничная часть черепа короткая и низкая. Орбиты крупные. Верхние височные окна небольшие. Предлобные кости узкие, достигают середины лобных костей. Носовые кости субтреугольные. Лобные кости сросшиеся. В средней части они узкие, рострально расширены. Лобно-теменной шов зигзагообразный. Затылочные отростки теменной кости расставлены шире антеролатеральных. Чешуйчатые кости уплощены и слабо изогнуты вентрально. На крыловидных костях может быть озубление. Межптеригоидная яма обширная. Мозговая капсула очень крупная. Ее ушной отдел имеет полусферическую форму. Ангулярный отросток зубной кости уровня центра венечных костей не пересекает. Нижний край зубной кости и субдентальный гребень щелевидно смыкаются на уровне середины зубного ряда.

Видовой состав. Типовой вид.

Globaura venusta Borsuk-Bialynicka, 1988

Рис. 62; табл. VIII, фиг. 1–3

Globaura venusta: Borsuk-Białynicka, 1988; p. 215, pl. 1, fig. 1, pl. 2, fig. 1, pl. 3, pl. 4, pl. 6, fig. 2, pl. 7, fig. 6; Gao, Norell, 2000, p. 86, fig. 29; Alifanov, 2000, p. 376, fig. 18.7; Алифанов, 2000, с. 60, рис. 25; Алифанов, 2012б, с. 27, рис. 8, табл. I, фиг. 4, 5.

Голотип – ZPAL, № MgR-III/40, череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Рис. 62. Реконструкция черепа Globaura venusta Borsuk-Bialynicka, 1988, Globauridae (по голотипу ZPAL, № MgR-III/40): *а* – сверху, *б* – левая часть небной поверхности снизу, *в* – сбоку и с левой ветвью нижней челюсти (Алифанов, 2000, рис. 25; Alifanov, 2000, фиг. 18.7; Алифанов, 2012б, рис. 8); Монголия, Южно-Гобийский аймак; верхний мел, средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская и барунгойотская свиты.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Поздний мел Южной Монголии.

Замечания. В первоописании для обсуждаемого вида отмечен (Borsuk-Białynicka, 1988) полиморфизм по строению элементов черепа.

Материал. Голотип; экз. ZPAL, № MgR-III/36, № MgR-III/41, № MgR-III/43; экз. IGM, № 3/165–№3/167 (местонахождение Хермин-Цав); экз. ZPAL, № MgR-III/45, № MgR-III/46, № MgR-III/48, № MgR-III/49–№ MgR-III/51, № MgR-III/55, № MgR-III/71, № MgR-III/118; экз. IGM, № 3/164 (Хульсан); экз. ZPAL, № MgR–№ MgR-III/47 (Нэмэгэту), № MgR-III/26, № MgR-III/42, № MgR-III/53, № MgR-III/55 (Баин-Дзак); экз. IGM, № 3/160–№ 3/163 (Ухаа-Толгод); черепа разной степени сохранности; Монголия, Южно-Гобийский аймак; верхний мел, средний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская (Хермин-Цав, Хульсан, Нэмэгэту, Ухаа-Толгод) и джадохтская (Баин-Дзак) свиты.

Globauridae gen. et sp. nov.

Табл. VIII, фиг. 4

Материал. Экз. ПИН, № 3334/523; правая зубная кость с зубами; Монголия, Увер-хангайский аймак, местонахождение Хобур; нижний мел, хухтыкский горизонт, свита не определена.

Замечания. Фланг субдентального гребня зубных костей узкий. Меккелев желобок в симфизной области ориентирован вентрально. Число зубов – не более 19–20. Зубы цилиндрические в сечении, увеличиваются окципитально, иногда немного наклонены и дугообразно изогнуты в средней части ряда. В передней части ряда они конические, в средней – двухвершинные, в задней – трёхвершинные. Боковые вершинки отделены от осевой разделительным желобком. Задняя вершинка уже, но выше передней.

От других представителей семейства находка из Хобура отличается относительно небольшим числом нижнечелюстных зубов и слабым развитием ростральной вершинки. От Globaura venusta Borsuk-Bialynicka, 1988 дополнительно отличается серией трёхвершинных зубов, а от Durotrigia triconodens Hoffstetter, 1967 из поздней юры–раннего мела Англии – широкой окципитально зубной костью и трёхвершинностью только окципитальной серии зубов. Филогенетически форма из Хобура близка к проблематичной D. triconodens по развитию трёхвершиннных зубов.

Семейство Ardeosauridae Camp, 1923

Типовой род – Ardeosaurus Meyer, 1860; поздняя юра Германии.

Диагноз. Заглазничные и заднелобные кости раздельные. Медиальный отросток заглазничных костей расположен ростральнее заднелобной кости. Зубы конические, обычно эуплевродонтные по прикреплению, относительно немногочисленные.

Состав. Кроме типового, роды: Eichstaettisauirus Kuhn, 1958; поздняя юра Германии и ранний мел Италии; Jucaraseps Bolet et Evans, 2002; ранний мел Испании; Dalinghosaurus Ji, 1998; Liushusaurus Evans et Wang, 2010; Yabeinosaurus Endo et Shikama, 1942; баррем–апт Китая (Ляонин); Jehololacerta Ji et Ren, 1999; баррем–апт Китая (Хэбэй); Sakurasaurus Evans et Manabe, 1999; неоком Японии (Гифу); Norellius Conrad et Daza, 2015; ранний мел Центральной Монголии; Myrmecodaptria Gao et Norell, 2000; поздний мел Южной Монголии; Calanguban Simoes et al., 2015; ранний мел Бразилии.

Замечания. Ardeosauridae – центральное семейство в надсемействе. Это широко распространённая во второй половине мезозоя группа, ставшая известной по находкам близкородственных Ardeosaurus Meyer, 1860 и Eichstaettisaurus Kuhn, 1958 из поздней юры Германии (Estes, 1983a).

К ардеозавридам мы относим также многочисленных ящериц из мела нескольких стран Центральной Азии. Больше всего находок описано из отложений серии Джехол (нижний мел) в Северо-Восточном Китае. К этому же семейству, с нашей точки зрения, принадлежит неназванная ящерица (Lacertilia indet.: Аверьянов, Фёдоров, 2004) из ходжиабатской свиты (неоком) в Киргизии. К ардеозавридам предварительно (до установления точного строения передней части височных дуг) нами могут быть причислены другие известные по неполным остаткам формы из нижнемеловых отложений Монголии и Китая. Семейство отмечено также в позднем мелу Монголии, если иметь в виду такую форму, как Myrmecodaptria Gao et Norell, 2000 (см. ниже). Это, видимо, позднейший в Центральной Азии ардеозаврид.

Ардеозавриды оказались сложны для определения их филогенетических связей из-за неполной или недостаточной для уверенных заключений сохранности первых находок. Зачастую представителей этой группы сближали с Gekkota (часто в составе кладистического таксона Gekkonomorpha). Данная точка зрения вызрела в докладистическое время (например, Camp, 1923; Estes, 1983a) и находит своих сторонников в настоящем (например, Gauthier et al., 2012; Conrad, Daza, 2015; Simões et al., 2017). Однако все эти определения составлены либо при отсутствии данных по строению деталей нижней челюсти, либо на недооценке их значения для построения гипотез родства. В итоге, например, кроме гипотез связи Ardeosauridae с геккотами, их классифицируют как базальных сцинкогеккономорф (Eichstaettisaurus: Conrad, 2008; Yabeinosaurus: Evans, Wang, 2012) или в составе ангвиморф (Dalinghosaurus: Evans, Wang, 2005).

По черепу Ardeosaurus (A. brevipes) Meyer, 1860, представленному подробно в ряде публикаций (Mateer, 1982; Simões et al., 2017), удаётся установить отсутствие связи латеральных отростков наружных крыловидных и нёбных костей в сочетании с дорсальным положением этих отростков по отношению к супрадентальному гребню верхнечелюстных костей (диплоглоссопалатинарность). Последние детали противоречат классификации ископаемой формы в составе или в родстве с Gekkota, для которых характерна платинотопалатинарность (и редкие случаи постплалатинарности). Специфично также строение височных дуг Ardeosauridae: заглазничные кости обычно несут медиальный отросток, расположенный ростральнее заднелобных костей. Напомним, что у современных Gekkota заглазничные кости редуцированы, а их наличие у ископаемых представителей группы не установлено. Данные по Norellius Conrad et Daza, 2015 из раннего мела Монголии или Dalinghosaurus Ji, 1998 из раннего мела Китая указывают на ардеозаврид как на типичных сцинкоморф. Представителям этого семейства, как и другим ардеозавроидам, свойственно также отсутствие свободных остеодерм тела, наряду с развитием скульптуры на покровных костях крыши черепа (тип Eichstaettisaurus) или с её утратой (тип Ardeosaurus). В составе надсемейства ардеозавриды проявляют сестринское родство с Carusiidae, включающими роды Carusia Borsuk-Białynicka, 1987 и Shinisauroides Borsuk-Białynicka, 1985 из позднего мела Монголии, судя по отсутствию дополнительных вершинок зубов и положению медиального отростка заглазничной кости ростральнее заднелобной кости.

По находке из раннего мела Бразилии Calanguban Simoes et al., 2015, у которого фиксируется отсутствие остеодерм и положение медиального отростка заглазничной кости ростральнее заднелобной кости (в первоописании данная форма сближена с полиглифанодонтидами: Simões et al., 2015), семейство нами отмечается и для мела Южной Америки.

Род **Norellius Conrad et Daza, 2015**

Norellius: Conrad, Daza, 2015, p. e980891-1.

Типовой вид – Norellius nyctisaurops Conrad et Daza, 2015; ранний мел Централной Монголии**.**

Диагноз. Остеодермальной скульптуры на костях крыши черепа нет. Глазницы и верхние височные дуги крупные. Лобные и теменные кости парные. Элементы височных дуг тонкие. Кости нёбных стержней широкие. Сошники сравнительно короткие и разделены окципитальной вырезкой. Птеригоидные зубы немногочисленные. Венечные кости крупные. Пластинчатые кости полные. Аддукторные ямы умеренные по размерам. Параокципитальные отростки небольшие. Зубы мелкие и многочисленные.

Видовой состав. Типовой вид.

Norellius nyctisaurops Conrad et Daza, 2015

Рис. 63

Gekkonomorpha gen. et sp. indet.: Conrad Norell, 2006, p. 406, fig. 2–4. Conrad, 2008, p. 140, fig. 62.
Norellius nyctisaurops: Conrad, Daza, 2015, p. e980891-1, fig. 1–3.

Голотип – AMNH FR, № 21444, почти полный череп и нижняя челюсть; Монголия, Увэрхангай аймак, местонахождение Оши-Нуру; нижний мел, баррем–апт, цаганцабский горизонт, формация оош.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Материал. Голотип.

Рис. 63. Реконструкция черепа и нижней челюсти Norellius nyctisaurops Conrad et Daza, 2015, (по экз. AMNH FR, № 21444; Conrad, Norell, 2006, фиг. 2, 3): *а* – череп сверху, *б* – то же снизу, *в* – то же сбоку, *г* – ветвь нижней челюсти лабиально; Монголия, Увэрхангай аймак, местонахождение Оши-Нуру; нижний мел, баррем–апт, цаганцабский горизонт, формация оош.

Замечания. По отсутствию остеодерм, типу нёба и форме заднего края зубной кости Norellius nyctisaurops Conrad et Daza, 2015, несомненно, принадлежит ардеозавроидам, в частности, ардеозавридам. Среди последних он близок к типу Eichstaettisauirus Kuhn, 1958 из поздней юры Германии по отсутствию остеодермальной скульптуры и небольшим размерам медиального отростка заглазничных костей. Голотип раннемелового вида из Монголии открыт в 1923 г. Центрально-Азиатской экспедицией американского музея естественной истории (г. Нью-Йорк), но в обзор находок, опубликованный Ч. Гилмором (Gilmore, 1943), не попал. Кладистическая классификация указывает на связь этой формы с Gekkota в рамках таксона Gekkonomorpha (Conrad, Norell, 2006; Conrad, 2008). Однако типичных признаков геккот (замкнутый субольфакторный канал, платинотопалатинарное нёбо, отсутствие заглазничных и височных дуг, тубулярность зубных костей и др.) у N. nyctisaurops нет.

Род **Myrmecodaptria Gao et Norell, 2000**

Myrmecodaptria: Gao, Norell, 2000, p. 47; Алифанов, 2012б, с. 27.

Типовой вид – Myrmecodaptria microphagosa Gao et Norell, 2000; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Череп узкий. Кости крыши несут остеодермальную скульптуру. Заглазничная часть черепа вытянутая. Теменная кость удлиненная. Их окципиальные отростки широкие в основании и короткие. Кости формируют длинные латеровентральные отростки. Теменное отверстие удалено от лобно-теменного шва. Лобные кости непарные. Ольфакторные отростки контактируют друг с другом. Заглазничные кости редуцированы или сливаются с заднелобными костями. Чешуйчатые и теменные кости формируют протяжённый взаимный контакт. Предчелюстные кости сросшиеся. Их восходящий отросток широкий. Ангулярный отросток зубных костей удлиненный. Пластинчатые кости крупные. Зубы колышковидные. На одной челюстной кости их не менее 13.

Видовой состав. Типовой вид.

Myrmecodaptria microphagosa Gao et Norell, 2000

Рис. 64

Myrmecodaptria microphagosa: Gao, Norell, 2000, p. 47, fig. 14; Алифанов, 2012б, с. 28.

Голотип – IGM, № 3/95, неполный череп с нижней челюстью; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Ухаа-Толгод; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение

Рис. 64. Череп и нижняя челюсть Myrmecodaptria microphagosa Gao et Norell, 2000, Ardeosauridae; голотип IGM, № 3/95 (по: Gao, Norell, 2000, фиг. 3, a, b): *а* – сверху, *б* – сбоку; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Ухаа-Толгод; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Замечания. В первоописании Myrmecodaptria microphagosa Gao et Norell, 2000 включена в состав Gekkota, что не может иметь отношения к действительности, поскольку отмечаемое у него наличие заглазничных и верхних височных дуг, небольшое число зубов и приросшие к костям крыши черепа остеодермы геккотам не свойственны. Также в описании отсутствует указание на лабиальный отросток венечных костей, характерный для всех геккот. Недавно этот вид был классифицирован (Conrad, 2008) вместе с Eoxanta lacertifrons Borsuk-Białynicka, 1988 в составе семейства Bainguidae (см. Anguidae), а также включён в состав Globauridae (Gauthier et al., 2012). И той, и другой точкам зрения не соответствуют какие-либо ясные морфологические аргументы. О возможности связи M. microphagosa с Ardeosauridae свидетельствуют сильно развитая скульптура на костях крыши черепа, вытянутая теменная кость, короткие и широкие нёбные кости, раздельные кости височных дуг и немногочисленные зубы.

Материал. Голотип.

Ardeosauridae gen. et sp. nov.

Табл. IX, фиг. 1–3

Материал. Экз. ПИН, № 3334/518; сдавленный и фрагментарный череп и нижняя челюсть; Монголия, Уверхангайский аймак, местонахождение Хобур; нижний мел, хухтыкский горизонт, свита не определена.

Замечания. Образец не сохранил костей осевой части крыши черепа и височных дуг. Остальные кости представлены фрагментарно. Нёбо предположительно диплоглоссопалатинарное. Мозговая капсула широкая и уплощённая. Алярные отростки переднеушных костей небольшие. Медиально края зубной кости в предсимфизной части смыкаются на короткой дистанции. Зубная кость имеет типичное для сцинкоморф строение. Рострально её края смыкаются трубковидно. Остеодерм нет. Зубы сравнительно небольшие, тесно посажены. Их вершинка уплощена, имеет симметрично расположенные плечи. Основание зубов заужено. Число нижнечелюстных зубов – 20–22.

По материалу возможно описание нового вида. Мелкие зубы и узкий череп позволяют условно сопоставить находку из Хобура с Yabeinosaurus tenuis Endo et Shikama, 1942 (базальный склероглосс: Evans, Wang, 2012) из раннего мела Китая. Для последней формы характерны сцинкоморфный тип строения нижней челюсти, непарная и, видимо, слабо скульптированная лобная кость, непарная предчелюстная кость, узкие носовые кости и сравнительно широкая заднелобная кость. Эти и другие признаки не противоречат отнесению Yabeinosaurus tenuis Endo et Shikama, 1942 к семейству Ardeosauridae.

Ardeosauridae gen. indet. 1

Рис. 65

Lacertilia [fam.] indet.: Аверьянов, Фёдоров, 2004, с. 82, рис. на стр. 82.

Материал. Экз. ZIN PH, № 1/26; задняя часть черепа, серия шейных позвонков и кости грудного пояса; Кыргызстан, Северо-Восточная Фергана, Джала-Абадская обл., правый берег ручья Ачисай, приток р. Чангет; нижний мел, берриас–готерив, ходжиабадская свита.

Рис. 65. Кости черепа и передней части посткраниального скелета Ardeosauridae gen. et sp. indet., экз. ZIN PH, № 1/26 (Аверьянов, Фёдоров, 2004, рис. 1, часть); Кыргызстан, Северо-Восточная Фергана, Джала-Абадская обл., правый берег ручья Ачисай, приток р. Чангет; нижний мел, берриас–готерив, ходжиабадская свита. Обозначения: Nc – мозговая капсула, Po – заглазничная кость, Q – квадратная кость, Sq – чешуйчатая кость, V1–V6 – шейные позвонки.

Замечания. Череп представлен фрагментом мозговой коробки, квадратными костями, фрагментами теменной кости, костями височных дуг, окципитальным фрагментом нижней челюсти, шейными позвонками (они широкие с отчётливо выраженными остистыми отростками, второй шейный позвонок короткий; зигосфенов и зигантров нет) и костями плечевого пояса (скапулокоракоид с двумя глубокими вырезками вдоль переднего края). Признаков остеодерм нет.

В первоописании (Аверьянов, Фёдоров, 2004) не удалось детализировать таксономическое определение образца, из которого, однако, были исключены змеи, Gekkota и “Teiioidea”. Вместе с тем представленные на образце кости левых височных дужек позволяют сделать правдоподобное определение. Клюшковидное строение чешуйчатой кости указывает на принадлежность ходжиабадской ящерицы к сцинко-геккономорфному стволу. Строение антеромедиальной части заглазничной кости, в котором прослеживается вы-

резка, видимо, соответствующая зоне контакта с заднелобной костью, допускает субтреугольное строение последней. Эта же особенность допускает положение медиального отростка заглазничной кости ростральнее заднелобной кости. Подобное строение двух костей характерно для ардеозаврид, обычных в юре и раннем мелу Европы, а также в раннем мелу Азии. Широкие шейные позвонки и две вырезки на скапулокоракоидах известны у ардеозаврид из раннего мела Китая (Ляонин), откуда они описаны по относительно полным скелетным остаткам.

Ardeosauridae gen. indet. 2

Табл. IX, фиг. 4

Материал. Экз. ПИН, № 3334/552, № 3334/553, лобные кости; Монголия, Уверхангайский аймак, местонахождение Хобур; нижний мел, хухтыкский горизонт, свита не определена.

Замечания. Материал представлен серией изолированных лобных костей, одна из которых иллюстрирована в данной работе в таблицах. Это небольшая по размеру (длина – 9 мм) непарная кость, узкая в средней части. Длина её теменного края составляет 6 мм. Нисходящих отростков не формируется. На дорсальной поверхности развита остеодермальная скульптура, которая характерна для многих (но не для всех) представителей семейства. На указанном образце из Хобура остеодермы формируются в серию краевых щитков, между которыми рострально и окципитально расположены более мелкие щитки. Аналогичное строение и скульптура известны у ардеозаврида Dalinghosaurus longidigitus Ji, 1998 из раннего мела Китая (Ляонин). Прорисовка строения ветви нижней челюсти последнего вида (Evans, Wang, 2005, фиг. 3, 5) указывает на её сцинкоморфный тип.

Семейство Carusiidae Borsuk-Bialynicka, 1987

Типовой род – Carusia Borsuk-Bialynicka, 1987; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. На костях крыши черепа представлена остеодермальная скульптура разной степени выраженности. Лобная кость непарная и узкая рострально. Заднелобная и заглазничные кости обычно сросшиеся. Надвисочные кости длинные, входят в состав верхнего височного окна. Сошники короткие и широкие. Алярные отростки переднеушных костей вытянутые. Вентральный отросток чешуйчатых костей удлиненный. Короноидный отросток зубных костей отчетливо выражен; ангулярный отросток обширный. Зубы высокие, их основания заужены, а верхушки притуплены. По прикреплению они гиперплевродонтные.

Состав. Кроме типового, род: Shinisauroides Borsuk-Bialynicka, 1985; поздний мел Южной Монголии.

Замечания. Семейство Carusiidae (Carolinidae) выделила М. Борсук-Бялыницка (Borsuk-Białynicka, 1985) для описанных ею родов Carusia Borsuk-Białynicka, 1987 (Carolina Borsuk-Bialynicka, 1985) и Shinisauroides Borsuk-Białynicka, 1985. При обсуждении родственных связей карусиид указано на принадлежность к Scincomorpha и внешнее сходство с Xenosauridae (Anguimorpha). По другой точке зрения (Gauthier et al., 2012), семейство отнесено к нелацертоидными сцинкоморфам и включает, кроме Carusia Borsuk-Białynicka, 1987, Myrmecodaptria Gao et Norell, 2000 (см. Ardeosauridae). Ряд авторов (Gao, Norell, 1998, 2000; Conrad, 2008) всё же поддерживают гипотезу родства карусиид с Xenosauridae.

По нашему мнению (Алифанов, 2000, 2012б), сцинкоморфность ископаемой группы подтверждает развитие высокого короноидного отростка зубных костей, налегающего на латеральную поверхность лабиального и дорсального отростков венечных костей, а также разрастание ангулярного отростка зубных костей назад за уровень венечных костей. По строению черепа очевидно родство карусиид с Ardeosauridae, что отмечено выше. В основе такого заключения лежит реконструкция передней части височных дуг у Carusia intermedia Borsuk-Białynicka, 1987 (Алифанов, 2000, рис. 27) по экз. ПИН, № 3142/359 (табл. III, фиг. 5, 6). У последнего образца поверхность передней части височных дуг рассечена желобком, явно соответствущим границе соединения костей, что допускает реконструкцию медиального отростка заглазничных костей ростральнее заднелобных костей, как у Ardeosaurus Meyer, 1860. У Scincoidea заглазничные кости в орбитальный край, как правило, не входят.

Род Carusia Borsuk-Bialynicka, 1987

Carolina: Borsuk-Białynicka, 1985, p. 153.
Carusia: Borsuk-Białynicka, 1987, p. 153; Gao, Hou, 1996, p. 587; Gao, Norell, 1998, p. 3; 2000, p. 90; Alifanov, 2000, p. 377; Алифанов, 2000, с. 63; Алифанов, 2012б, с. 24.
Carussia: Alifanov, 1993, p. 10.

Типовой вид – Carolina intermedia Borsuk-Bialynicka, 1985; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Предглазничная часть черепа короткая. Скульптура костей крыши черепа мелкощиткового и (или) гранулярного типа. Заглазничные и заднелобные кости несут скульптуру. Ольфакторные отростки лобных костей смыкаются друг с другом. Теменная кость несет относительно короткие затылочные и длинные латеровентральные отростки. Осевые кости нёба узкие. Предчелюстные кости и сошники частично или полностью непарные. Дорсальный отросток венечных костей сравнительно низкий. Нижний край ветвей нижней челюсти сигмоидальный. На каждой челюстной кости по 25–27 зубов.

Видовой состав. Типовой вид.

Carusia intermedia (Borsuk-Bialynicka, 1985)

Рис. 66; табл. IX, фиг. 5, 6

Carolina intermedia: Borsuk-Białynicka, 1985, p. 154, pl. 1, fig. 1, pl. 2, fig. 1, pl.3, fig. 5, pl. 4, fig. 2; fig. 1, b, 2, b, 3, a, 4, a, 5, c, 6, l.

Carusia intermedia: Borsuk-Białynicka, 1987, p. 153; Gao, Hou, 1996, p. 587, fig. 5, a-f; Gao, Norell, 1998, p. 3, fig. 2–6; Gao, Norell, 2000, p. 90, fig. 30; Alifanov, 2000, p. 377, fig. 18.8; Алифанов, 2000, с. 63, рис. 27; Алифанов, 2012б, с. 24, рис. 6, табл. I, фиг. 2, 3.

Scincomorpha fam. indet. (unnamed gen. et sp.): Gao, Norell, 2000, p. 82, fig. 27.

Голотип – ZPAL, № MgR-III/34, череп; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Поздний мел Южной Монголии.

Замечания. В литературе допускается наличие у Carusia intermedia (Borsuk-Białynicka, 1985) полиморфизма (Gao, Norell, 1998), в том числе связанного с полом (Gao, Hou, 1996), который, кроме случаев с некоторыми видами рода Chamaeleo, у современных ящериц не сопровождается очевидными краниологическими отличиями. Тем не менее, подобные представления использованы как предлог для ревизии валидности Shinisauroides latipalatum Borsuk-Białynicka, 1985, близкого к C. intermedia, с последующей синонимизацией двух видов (Gao, Hou, 1996; Gao, Norell, 1998).

Однако валидность Carusia intermedia (Borsuk-Białynicka, 1985) подтверждает экз. ПИН, № 3142/359 (табл. IX, фиг. 5, 6). Этот образец морфологически полностью соответствует голотипу. В свете данной проблемы интересен экз. IGM, № 3/54 (полный череп из Ухаа-Толгод). Несмотря на выветрелость, данный образец был представлен как неопределимый вид в составе сцинкоморф (Gao, Norell, 2000). Морфологически он ничем не отличается от голотипа C. intermedia.

Материал. Голотип; экз. ПИН, № 3142/359, череп (местонахождение Хермин-Цав); экз. IGM, № 3/54, череп (Ухаа-Толгод); Монголия, Южно-Гобийский аймак; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Рис. 66. Реконструкция черепа Carusia intermedia (Borsuk-Bialynicka, 1985), Carusiidae (по экз. ПИН, № 3142/359; Алифанов, 2000, рис. 27; Alifanov, 2000, фиг. 18.8; Алифанов, 2012б, рис. 6): *а* – сверху, *б* – то же сбоку и с правой ветвью нижней челюсти; Монголия, Южно-Гобийский аймак; верхний мел, средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская и барунгойотская свиты.

Род Shinisauroides Borsuk-Bialynicka, 1985

Shinisauroides: Borsuk-Białynicka, 1985, p. 160; Alifanov, 2000, p. 377; Алифанов, 2000, с. 63; Алифанов, 2012б, с. 25.

Carusia (partim): Gao, Hou, 1996, p. 587; Gao, Norell, 1998, p. 3.

Типовой вид – Shinisauroides latipalatum Borsuk-Bialynicka, 1985; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Предглазничная часть черепа широкая. Носовые отверстия небольшие. Орбиты очень крупные. Остеодермальная скульптура высокая, средне- и мелкощиткового типа. Предлобные кости небольшие. Ольфакторные отростки лобных костей не смыкаются вентрально. Теменные кости формируют длинные нисходящие отростки. Сошники обычно срастаются друг с другом полностью. Нёбные кости широкие. Озубление костей нёбного комплекса отсутствует. Суборбитальные окна узкие. Ветви нижней челюсти массивные. Дорсальный отросток венечных костей невысокий. Нижний край зубной кости утолщён. Фланг субдентального гребня зубных костей рострально не расширен. Зубы высокие, тонкие, в средней части расширены поперечно. Их число на каждой верхнечелюстной и зубной костях не превышает 25.

Видовой состав. Типовой вид.

Shinisauroides latipalatum Borsuk-Bialynicka, 1985

Рис. 67

Shinisauroides latipalatum: Borsuk-Białynicka, 1985, p. 161, pl. 2, fig. 3, 4, pl. 3, fig. 1–4, pl. 4, fig. 1; fig 1, a, 2, a, 3, b, 4, b, 5, a, 6, k, 7, a; Alifanov, 2000, p. 377; Алифанов, 2000, с. 63; Алифанов, 2012б, с. 26, рис. 7.

Carusia intermedia (partim): Gao, Hou, 1996, p. 587; Gao, Norell, 1998, p. 3.

Голотип – ZPAL, № MgR-I/58, череп; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Нэмэгэту; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Поздний мел Южной Монголии.

Замечания. В первоописании Shinisauroides latipalatum Borsuk-Białynicka, 1985 классифицирован в том же семействе, что и Carusia intermedia (Borsuk-Białynicka, 1985). Родство двух видов не вызывает сомнений, а предложение их синонимизировать (Gao, Hou, 1996; Gao, Norell, 1998), о котором уже говорилось выше, не имеет надёжных оснований. В настоящей работе экземпляры IGM, № 3/16–№ 3/52, представленные как C. intermedia (Gao, Norell, 2000), отнесены к Sh. latipalatum в силу большего их соответствия диагнозу последнего вида. Не исключено, что находки из Ухаа-Толгод представляют собой отдельную форму карусиид.

Материал. Голотип; экз. IGM, № 3/51, № 3/52 (местонахождение Баин-Дзак); экз. ZPAL, № MgR-I/55–№ MgR-I/57 (Хульсан), № MgR-I/58 (Нэмэгэту); экз. IGM, № 3/16–№ 3/50 (Ухаа-Толгод); черепа разной степени сохранности; Монголия, Южно-Гобийский аймак; верхний мел, средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская (Баин-Дзак) и барунгойотская (Хульсан, Нэмэгэту, Ухаа-Толгод) свиты.

Надсемейство Cordyloidea Gray, 1837

Диагноз. Остеодермы всегда выражены; по крайней мере, часть из них имеет прямоугольную форму.

Состав. Семейства: Cordylidae Gray, 1837; ?поздний мел–современность Мадагаскара, ранний миоцен–современность Африки, ранний эоцен Европы; Paramacellodidae Estes, 1983, средняя юра–ранний мел Европы и Азии, поздняя юра Северной Америки, поздняя юра и ранний мел Африки.

Рис. 67. Реконструкция черепа и нижней челюсти Shinisauroides latipalatum Borsuk-Bialynicka, 1985, Carusiidae (по голотипу ZPAL, № MgR-I/58; Borsuk-Białynicka, 1985, фиг. 1, а): *а, б* – череп сверху и снизу, *в, г* – правая ветвь нижней челюсти лабиально и лингвально (Алифанов, 2012б, рис. 7); Монголия, Южно-Гобийский аймак; верхний мел, средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская и барунгойотская свиты.

Семейство Paramacellodidae Estes, 1983

Типовой род – Paramacellodus Hoffstetter, 1967; поздняя юра Северной Америки и ранний мел Англии.

Диагноз. Верхние височные окна развиты. Теменная кость имеет глубокую затылочную вырезку с образованием длинных затылочных отростков. Зубы конические или притупленные, без дополнительных вершинок. Остеодермы образуют сплошной панцирь. Они прямоугольные по форме, с ровной или килеватой внешней поверхностью.

Состав. Кроме типового, роды: Changetisaurus Nessov 1992, средняя юра Казахстана; Sharovisaurus Hecht et Hecht, 1984; поздняя юра Казахстана; Mimobecklesisaurus Li, 1985; поздняя юра Китая; Saurillodon Estes, 1983; поздняя юра Португалии; Pseudosaurillus Hoffstetter, 1967; Becklesius Estes, 1983; ранний мел Англии.

Замечания. По Р. Эстесу (Estes, 1983a) Paramacellodidae весьма близки к современным Cordylidae (его древнейший представитель – Konkasaurus mahalana Krause et al., 2003 – происходит из позднего мела Мадагаскара) и "...осмысленны только для обособления некоторых юрских форм, которые из-за отсутствия данных о строении височной области не могут быть отнесены к голоценовому семейству..." (Estes, 1983a, с. 115). Наличие височных дуг у Changetisaurus Nessov 1992 из поздней юры Казахстана показывает на присутствие у парамацеллодид верхних височных окон, которые не отмечены у представителей современного семейства.

Типовой род семейства – Paramacellodus Hoffstetter, 1967 – описан по находкам челюстных костей, позвонков и остеодерм прямоугольной формы из раннего мела Англии (Hoffstetter, 1967). По результатам кладистического анализа парамацеллодид иногда рассматривают в составе Anguimorpha (Conrad, 2008) или как базальных сцинкоморф (Gauthier et al., 2012). Первой гипотезе противоречит специализация строения нижней челюсти, которая имеет типичный для сцинкоморф тип строения, а второй – специфика остеодермального покрова, при которой ящерицам исходно не были свойственны ни остеодермы прямоугольной формы, ни сплошной остеодермальный панцирь. Действительно, по сравнению с Cordylidae s.l., парамацеллодиды обладают внешне мало специализированным черепом. Однако по ряду конкретных деталей, в частности, по построению нёба или передней части височных дуг, по-разному преобразованных у разных подгрупп сцинкоморф, парамацеллодиды выглядят вполне кордилоидными сцинкоморфами.

Семейство известно также из поздней юры нескольких стран Европы (Seiffert, 1973; Richter, 1994), поздней юры (Broschinski, 1999) и позднего мела (Richter, 1994) Африки, поздней юры Северной Америки (Prothero, Estes, 1980). Оно представлено в Центральной Азии: от средней юры Кыргызстана (Фёдоров Несов, 1992) до позднего мела Монголии (Parmeosaurus scutatus Gao et Norell, 2000). Наиболее полной является находка скелета на породе Sharovisaurus karatauensis Hecht et Hecht, 1984 из поздней юры Казахстана (см. ниже).

Род **Changetisaurus Nessov 1992**

Changetisaurus: Федоров, Несов, 1992, с. 12; Алифанов, 2012б, с. 30.

Типовой вид – Changetisaurus estesi Nessov, 1992; средняя юра Казахстана.

Диагноз. Длина черепа достигает 45 мм. Алярный отросток переднеушных костей вытянутый. Орбиты сравнительно небольшие. Лобные кости парные. Скуловые кости уплощены лабиолингвально. Теменная кость с длинными затылочными отростками и высокими флангами. Ретроартикулярные отростки короткие и развернуты вовнутрь. Зубы относительно крупные и высоко выступают над краем челюстной кости. Верхушки зубов уплощены и формируют острую кромку. Головные остеодермы частично прирастают к костям крыши черепа. Туловищные остеодермы сильно вытянуты.

Видовой состав. Типовой вид.

Changetisaurus estesi Nessov, 1992

Рис. 68; табл. X, фиг. 1–4

Changetisaurus estesi: Федоров, Несов, 1992, с. 13, рис. на с. 126; Алифанов, 2012б, с. 30, рис. 10.

Голотип – ЗИН, РНТ № F89; череп, нижняя челюсть и изолированные остеодермы; Кыргызстан, Баткенская область, Ферганская долина местонахождение Чангет, правый берег р. Чангет; средняя юра, келловей, балабансайская свита.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Changetisaurus estesi Nessov, 1992 – наиболее крупная среди парамацеллодид форма. В первоописании она была отнесена к семейству Dorsetisauridae, (Anguimorpha), хотя не исключалась её связь со сцинкоморфами Paramacellodidae. С нашей точки зрения, чангетизавр демонстрирует явные признаки сцинкоморф (глубокая вырезка заднего края зубной кости) и, в частности, парамацеллодид (наличие прямоугольных килеватых остеодерм). Именно эта форма позволяет установить у парамацеллодид наличие верхнего височного окна и парность лобных костей, что не характерно для современных Cordylidae.

Материал. Голотип.

Род Sharovisaurus Hecht et Hecht, 1984

Sharovisaurus: Хехт, Хехт, 1984, с. 135; Алифанов, 2012б, с. 31.

Типовой вид – Sharovisaurus karatauensis Hecht et Hecht, 1984; поздняя юра Казахстана.

Диагноз. Длина черепа до 33 мм. Озубление на костях нёба выражено; оно однорядное. Челюстные зубы относительно немногочисленные, притупленные и слабо загнутые. В горловой и в примыкающей области плечевого пояса остеодермы имеют циклоидную форму. Дорсальные остеодермы крупнее вентральных и несут киль. По краю тела идет кожная складка. Конечности относительно короткие.

Видовой состав. Типовой вид.

Рис. 68. Череп Changetisaurus estesi Nessov, 1992, Paramacellodidae; голотип ЗИН РНТ, № F89 (Федоров, Несов, 1992, рис. на с. 126, фиг. а, б; Алифанов, 2012б, рис. 10): *а* – сверху, *б* – сбоку и с левой ветвью нижней челюсти; Кыргызстан, Баткенская область, Ферганская долина местонахождение Чангет, правый берег р. Чангет; средняя юра, келловей, балабансайская свита.

Sharovisaurus karatauensis Hecht et Hecht, 1984

Табл. XI, XII, фиг. 1–5

Sharovisaurus karatauensis: Хехт, Хехт, 1984, с. 136, рис. 1; Алифанов, 2012б, с. 31, табл. II.

Голотип – ПИН, № 2585/26, скелет на породе; Казахстан, Каратау, дер. Михайловка, местонахождение Михайловка; верхняя юра, оксфорд–киммеридж, свита карабастау.

Материал. Голотип; ПИН, № 2585/41, часть хвоста из типового местонахождения.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Это единственная находка парамацеллодид, которая позволяет судить о строении остеодермального панциря у представителей этого семейства. Строение головных остеодерм недоступно для изучения. Небольшие мелкие овальной формы пластины представлены вблизи окципитальных концов нижней челюсти. Идентифицировать их положение точно невозможно. Спинные остеодермы узкие, округлой формы и несут высокий гребень. В хвостовой области они имеют отчётливо субпрямоугольную форму, выпуклую внешнюю поверхность, которая оснащена продольным и невысоким килем. Последний иногда не выражен. В дорсальной части хвоста кожные кости узкие и чётко прямоугольные. Их поверхность испещрена выемками и желобками. Отмечены также ростральная и каудальная переходные зоны, видимо, соответствующие зонам перекрытия. Так же выглядят и наиболее вентральные остеодермы. Элементы, расположенные сбоку от них, имеют округлую форму. В подбородочной области они субтреугольные, полигональные или округлые по форме. Киля на их внешней поверхности нет. Похожий тип строения остеодерм выражен в области конечностей.

Род **Parmeosaurus Gao et Norell, 2000**

Parmeosaurus: Gao, Norell, 2000, p. 74; Алифанов, 2012б, с. 31.

Типовой вид – Parmeosaurus scutatus Gao et Norell, 2000; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. На костях крыши черепа выражена остеодермальная скульптура. Надглазничные остеодермы развиты. Предчелюстные кости срослись. Носовые кости немного расширены рострально. Контакта с предлобными костями они не образуют из-за связи лобных и верхнечелюстных костей. Лобно-теменной шов искривлённый. Лобные кости парные, широкие и слабо заужены в средней части. Слёзные кости хорошо развиты. Окципитально предлобные кости тянутся до середины орбит. Сошники сросшиеся. Нёбные и крыловидные кости озублены. Пластинчатые кости рострально почти достигают симфиза. На верхнечелюстных костях по 17–18, а на зубных костях по 22 зуба. Передние зубы конические, последующие – двух- и трёхвершинные. Тип прикрепления эуплевродонтный. Задние конечности массивные. Туловищные остеодермы с гладкой поверхностью. Они прямоугольные и перекрывают друг друга; в горловой области приобретают циклоидную форму. Остеодермы, расположенные дорсально, крупнее вентральных.

Видовой состав. Типовой вид.

Рис. 69. Реконструкция черепа Parmeosaurus scutatus Gao et Norell, 2000, Paramacellodidae (по голотипу IGM, № 3/139 и экз. IGM, № 3/140; Gao, Norell, 2000, фиг. 25): *а* – череп сверху, *б* – крыловидные кости и мозговая капсула снизу, *в* – череп и ветвь нижней челюсти лабиально, *г* – подбородочные остеодермы; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Ухаа-Толгод; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Parmeosaurus scutatus Gao et Norell, 2000

Рис. 69

Parmeosaurus scutatus: Gao, Norell, 2000, p. 74, fig. 24, 25; Алифанов, 2012б, с. 32.

Голотип – IGM, № 3/138, череп и посткраниальный скелет; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Ухаа-Толгод; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. В первоописании (Gao, Norell, 2000) допускалось родство Parmeosaurus scutatus Gao et Norell, 2000 со Scincoidea. Отсутствие (отчасти из-за недостаточного препарирования) деталей строения передней части височных дуг и нёба делает проблематичным отнесение P. scutatus к какому-то конкретному семейству. Однако принадлежность этого вида к сцинкоморфам несомненна, судя по отчетливому короноидному и длинному ангулярному отросткам зубных костей. Перекрывающиеся прямоугольные остеодермы допускают его сближение с Paramacellodidae. На это также указывает наличие округлых остеодерм в горловой области, как у Sharovisaurus karatauensis Hecht et Hecht, 1984.

Материал. Голотип; экз. IGM, № 3/139–№ 3/142, неполные черепа; экз. IGM, № 3/143, фрагменты черепа и посткраниального скелета; экз. IGM, № 3/144, серия сочлененных позвонков с остеодермами; типовое местонахождение.

Род **Hymenosaurus Gao et Norell, 2000**

Hymenosaurus: Gao, Norell, 2000, p. 80; Алифанов, 2012б, с. 22.

Типовой вид – Hymenosaurus clarki Gao et Norell, 2000; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Лобные кости широкие. Носовые отверстия вытянутые. Предлобные и заднелобные кости формируют взаимный контакт. Просвет верхних височных окон небольшой. Межптеригоидная яма обширная. Ветви нижней челюсти тонкие. Меккелев канал узкий.

Видовой состав. Типовой вид.

Замечания. К семейству род отнесён на основании его диплоглоссопалатинарности, широких и парных лобных костей и общего сходства с Parmeosaurus scutatus Gao et Norell, 2000.

Hymenosaurus clarki Gao et Norell, 2000

Рис. 70

Hymenosaurus clarki: Gao, Norell, 2000, p. 80, fig. 26; Алифанов, 2012б, с. 22.

Рис. 70. Реконструкция черепа сверху Hymenosaurus clarki Gao et Norell, 2000, Paramacellodidae (по голотипу IGM, № 3/53; Gao, Norell, 2000, фиг. 26, а); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Ухаа-Толгод; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Голотип – IGM, № 3/53, неполный череп с нижней челюстью; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Ухаа-Толгод; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Материал. Голотип.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. В первоописании Hymenosaurus clarki Gao et Norell, 2000 предположительно рассматривали в составе Scincoidea на основании связи скуловых и чешуйчатых костей, а также увеличенных размеров заднелобных костей (оба признака вместе и сами по себе строго не могут охарактеризовать принадлежность той или иной формы к сцинкоидам). Ж. Готье и др. (Gauthier et al., 2012) включают эту форму в состав Globauridae. Последнее никакими явными морфологическими признаками подтвердить не удаётся.

Рис. 71. Paramacellodidae gen. indet. 1: левая верхнечелюстная кость лабиально (*а*) и лингвально (*б*), экз. ZISP PH, 1/4 (Averianov, Skutchas, 1999, fig. 1, a, c); Россия, Забайкалье, Республика Бурятия, западный берег Гусиного озера, местонахождение Могойто; ранний мел, баррем–апт, муртойская свита.

Paramacellodidae gen. indet. 1

Рис. 71

cf. Paramacellodus sp.: Averianov, Skutchas, 1999, p. 115, fig. 1.
Paramacellodidae gen. indet.: Алифанов, 2012б, с. 31.

Материал. Экз. ZISP, PH № 1/4, левая верхнечелюстная кость; PH № 2/4, фрагмент, возможно, зубной кости; Россия, Забайкалье, Республика Бурятия, западный берег Гусиного озера, местонахождение Могойто; ранний мел, баррем–апт, муртойская свита.

Замечания. Находка проявляет сходство с Paramacellodus Hoffstetter, 1967 из юрско-нижнемеловых отложений Северной Америки и Европы. Отличия заключены в укороченных и более массивных премаксиллярных отростках верхнечелюстных костей, а также в отсутствии струек эмали на вершинке зубов. На материале из Могойто число верхнечелюстных зубов доходит до 20, тогда как у Paramacellodus oweni Hoffstetter, 1967 их 27 (Estes, 1983a). Последняя особенность может иметь отношение к родо–видовому диагнозу и делает определение из первоописания (cf. Paramacellodus sp.) пока сомнительным.

Рис. 72. Paramacellodidae gen. indet. 2, правая зубная кость лингвально, экз. ПИН, № 3334/516; Монголия, Уверхангайский аймак, местонахождение Хобур; нижний мел, хухтыкский горизонт, хухтыкская свита.

Paramacellodidae gen. indet. 2

Рис. 72

Paramacellodidae gen. indet.: Алифанов, 2000, с. 65, рис. 28, а; Алифанов, 2012б, с. 31.

Материал. Экз. ПИН, № 3334/516; правая зубная кость с зубами; Монголия, Уверхангайский аймак, местонахождение Хобур; нижний мел, хухтыкский горизонт, свита не определена.

Замечания. Зубные кости относительно низкие и относительно слабо увеличиваются по высоте окципитально. Их лабиальная сторона выпуклая и округлая. Ангулярный отросток широкий и длинный. Короноидный отросток короткий, ориентирован субгоризонтально, равен по размерам супрагулярному отростку этих же костей. Число лабиальных отверстий – семь. Зубы сравнительно небольшие, прямые или немного искривлены, увеличиваются постепенно окципитально. Основание всех зубов немного сжато ростроокципитально. Тип их прикрепления эу- и субплевродонтный. Вершинки зубов заострённые и несут симметрично расположенные плечи. Число нижнечелюстных зубов, судя по числу мест их прикрепления – 18.

Отнесение экз. ПИН, № 3334/516 к Paramacellodidae основано на сходстве строения его зубов с зубами Changetisaurus estesi Nessov, 1992 из средней юры Кыргызстана (Федоров, Несов 1992), который, судя по черепу и остеодермальному покрову, является представителем обсуждаемого семейства. В составе парамацеллодид находка из Хобура представляет собой линию крупнозубых форм, к числу которых, с нашей точки зрения, относятся Becklesisaurus scincoides Hoffstetter, 1967 (Paramacellodus oweni sensu Estes, 1983a) из поздней юры–раннего мела Англии и Changetisaurus estesi Nessov, 1992 из средней юры Киргизии. От первого образец отличается чётко выделенными плечами зубов и большей продвинутостью в сторону субплевродонтности, а от второго – небольшими, изогнутыми и более многочисленными зубами.

Paramacellodidae gen. indet. 3

Материал. Экз. ПИН, № 3334/519; лобная кость; Монголия, Уверхангайский аймак, местонахождение Хобур; нижний мел, хухтыкский горизонт, свита не определена.

Замечания. Кроме отмеченной выше находки, в Хобуре известны неопределимые до вида и рода лобные кости специфического строения. Судя по наиболее полному экз. ПИН, № 3334/519 (нет рострального и левого латероокципитального концов), они непарные и широкие, со скульптурированной дорсальной поверхностью и серией отверстий для питающих сосудов, расположенных в два ряда от условной срединной линии (крупные питающие отверстия обычно развиты при наличии свободных остеодерм). Субольфакторные отростки выражены, низкие и широкие в основании окципитально, а также тонкие и высокие рострально. Фасетки для крепления предлобных костей глубокие. Их задний край расположен на уровне середины орбиты. Реконструированная по сохранившейся части длина указанного образца составляет 14 мм, а ширина в наиболее узкой части – 4 мм. В целом описанная выше лобная кость внешне сходна по строению с лобной костью Changetisaurus estesi Nessov, 1992 из средней юры Кыргызстана и Parmeosaurus scutatus Gao et Norell, 2000 из позднего мела Монголии.

Paramacellodidae gen. indet. 4

Paramacellodus sp.: Аверьянов, Файнгерц, 2001, с. 7; Алифанов, 2012б, с. 31.

Материал. Челюстные кости (номера не указаны); Россия, Кемеровская обл., Чебулинский район, местонахождение Шестаково (обнажение 1); нижний мел, баррем–апт илекская свита.

Замечания. Верхушки зубов притупленные с передним и задним асимметричными килями и короткими апикальными струйками эмали, как у многих Paramacellodidae. К Paramacellodus sp. образцы причислены по форме и положению крупного переднего альвеолярного отверстия на верхнечелюстной кости. Иллюстрации данной находки не приведены, поэтому подтвердить её идентификацию затруднительно.

Надсемейство Scincoidea Oppel, 1811

Диагноз. Остеодермы обычно выражены, нередко образуют сплошной панцирь. Заднелобные кости часто субтреугольной формы. Выражена тенденция к исключению заглазничных костей из обрамления орбит.

Состав. Семейства Scincidae Oppel, 1811; поздний мел Европы, палеоген Европы, Северной Америки и Австралии–современность (всесветно); Acontiidae Gray, 1845; современность Южной Африки.

Семейство Scincidae Oppel, 1811

Типовой род – Scincus Laurenti, 1768.

Диагноз. Головные остеодермы обычно прирастают к костям крыши черепа. Верхние височные окна часто облитерированы. Развита тенденция к редукции пластинчатых костей и образованию замкнутого меккелева канала. Зубы притупленные или конические.

Состав. Подсемейства Scincinae Oppel, 1811; поздний мел–палеоген Европы, палеоген Северной Америки–современность Старого Света и Австралии; Lygosominae Mittelman, 1952; поздний олигоцен Австралии–современность (всесветно).

Замечания. В качестве древнейших представителей семейства Scincidae часто указывают на фрагментарные находки североамериканских позднемеловых сцинкоморф, точное определение которых сделать невозможно, особенно в условиях отсутствия внятных данных о меловой и раннекайнозойской истории группы. Например, Aocnodromeus corrugatus Gao et Fox, 1996 и Penemabuya antecessor Gao et Fox, 1996, описанные по фрагментам челюстных костей с зубами из Канады, могут оказаться представителями Globauridae, судя по наличию у них двухвершинных зубов, а Contogenys sloani Estes, 1969 (США) – представителем семейства Eoxantidae, судя по притупленным и немногочисленным зубам. Другие формы могут относиться к другим сцинкоморфным семействам, но не к Scincidae. В Северной Америке последняя группа более-менее достоверно отмечена в эоцене (Paracontogenys Schatzinger 1975). В донеогеновых отложениях Азии находки представителей обсуждаемого семейства не известны. В Европе к Scincidae, вероятно, относятся Distortodon rhomboideus Makádi, 2013 и Chromatogenys tiliquoides Makádi et Nydam, 2015 из сантона Венгрии (специфической чертой первого является массивность зубов задней части ряда при отсутствии срастания краёв зубной кости вокруг меккелева канала). В позднем олигоцене Южной Австралии представлен лигосомный сцинк Proegernia palankarinnensis Martin et al., 2004, что указывает на раннее начало фаунистических связей континента с Юго-Восточной Азией ещё в конце палеогена. Следует также учесть, что лигосомные сцинки легко переселяются на удалённые в океане острова (в современности это происходит обычно с помощью человека).

Подсемейство Lygosominae Mittelman, 1952

Типовой род – Lygosoma Hardwicke et Gray, 1824.

Диагноз. Лобные кости непарные. Нёбные кости контактируют друг с другом медиально, ниже уровня их сошниковых отростков. Конечности часто полностью редуцированы.

Состав. Кроме типового, несколько десятков современных родов, ископаемый: Proegernia Martin et al., 2004, поздний олигоцен Южной Австралии.

Род **Ablepharus Lichtenstein, 1823**

Типовой вид – Ablepharus pannonicus Lichtenstein, 1823.

Диагноз. В процессе фомирования вторичного нёба вовлекаются крыловидные кости. Небных зубов нет. Вершинки челюстных зубов притупленные с гладкой поверхностью. Пояса конечностей и сами конечности развиты в разной степени.

Видовой состав. Кроме типового, более 30 современных видов; Австралия, Полинезия, Азия, Африка; ископаемый – A. borealis Darevsky et Tschumakov, 1962; ранний плейстоцен Алтая.

Ablepharus borealis Darevsky et Tschumakov, 1962

Рис. 73

Ablepharus borealis: Даревский, Чумаков, 1962, с. 127, рис. 1, а; Estes, 1983a, p. 111, fig. 25, c.; Алифанов, 2012б, с. 29, рис. 9.

Голотип – ЗИН, № 229-10; часть левой зубной кости; Казахстан, Рудный Алтай, Лениногорская впадина, керн с глубины 34 м; неоген, нижний плейстоцен.

Диагноз. Крупный вид гологлазов с глубокими зубными впадинами и положением заднего ментального отверстия между четвертым–шестым зубами.

Распространение. Типовое местонахождение.

Материал. Голотип.

SCINCOMORPHA fam. indet. 1

Xenosauridae indet.: Alifanov, 1993, p. 9; Алифанов, 2000, с. 65, рис. 28, г; Алифанов, 2012б, с. 55.

Материал. Экз. ПИН, № 3334/515, фрагмент левой зубной кости с зубами; Монголия, Уверхангайский аймак, местонахождение Хобур; нижний мел, хухтыкский горизонт, свита не определена.

Замечания. Экз. ПИН, № 3334/515, отнесённый ранее нами (Алифанов, 2000) к семейству Xenosauridae на основании типичного для ангвиморф строения заднего края зубной кости, из состава семейства изъят, поскольку переизучение образца показало наличие сломов (их трудно заметить из-за миниатюрности образца) по заднему и нижнему краю зубной кости, случайно придавших ей структурное сходство с ангвиморфами. По-видимому, находка принадлежит сцинкоморфам, возможно, Ardeosauridae, которые, как мы предполагаем, составляют основу разнообразия ящериц Хобура.

SCINCOMORPHA fam. indet**. 2**

Scincomorpha indet.: Аверьянов, Файнгерц, 2001, с. 6.

Материал. Фрагмент зубной кости (номер не указан); Россия, Кемеровская обл., Чебулинский район, местонахождение Шестаково (обнажение 1); нижний мел, баррем–апт, илекская свита.

Рис. 73. Фрагмент левой зубной кости лингвально Ablepharus borealis Darevsky et Tschumakov, 1962, Scincidae; голотип ЗИН, № 229-10 (Даревский, Чумаков, 1962, рис. 1, а; Алифанов, 2012б, рис. 9); Казахстан, Рудный Алтай, восточная часть Лениногорской впадины, керн с глубины 34 м; неоген, нижний плейстоцен.

Замечания. Зубы тесно посажены, высокие, но незначительно выдаются за край челюсти. Их вершинки гладкие и отогнуты назад. Субдентальный гребень зубной кости резко изогнут, что указывает на немногочисленность зубов. Фрагментарность и сохранность единственного образца пока не позволяют сделать более точного таксономического определения. По отмеченным признакам материал не может быть отнесён теоретически к несцинкоморфным группам. В то же время к преобладающим в раннем мелу сцинкоморфам, судя по описанию без изображений, он может быть отнесён только предположительно.

ИНФРАОТРЯД LACERTOGNATHA ALIFANOV, 2000

Диагноз. Верхние височные окна небольшие или отсутствуют. Предчелюстные кости всегда непарные. Лабиальный отросток венечных костей сформирован и налегает на лабиальную поверхность зубных костей. Ангулярный отросток на последних костях всегда крупнее супраангулярного, часто распространяется окципитальнее уровня переднего супраангулярного отверстия. Короноидного отростка зубных костей нет.

Состав. Микроотряды: Gekkota Cuvier, 1817; мел Азии, палеоген Европы–современность (всесветно); Lacertia Alifanov, 2000; палеоцен Европы–современность (всесветно, кроме Австралии).

Замечания. Lacertognatha – инфраотряд, который был предложен нами (Алифанов, 2000) для объединения платинотопалатинарных Gekkota и диплоглоссопалатинарных Lacertia. В составе последних, кроме Lacertidae, включён ряд проблематичных групп, рассматривавшихся прежде в сцинкоморфном надсемействе Lacertoidea. Длинный ангулярный отросток зубных костей филогенетически сближает Lacertognatha со Scincomorpha.

МИКРООТРЯД GEKKOTA CUVIER, 1817

Диагноз. Заглазничные и височные дуги разомкнуты. Скуловые, слёзные и заглазничные кости редуцированы обычно полностью. Ольфакторные отростки лобных костей образуют замкнутый канал, который обычно зарастает. Теменного отверстия нет. Тип нёба платинотопалатинарный, реже постплатинотопалатинарный. Зубы обычно многочисленные, конические верхушечно и цилиндрические в сечении. Тип их прикрепления обычно гиперплевродонтный. Туловищные остеодермы отсутствуют.

Состав. Семейства: Gekkonidae Gray, 1825 s.l.; ранний мел Азии–современность (всесветно); Pygopodidae Gray, 1845; современная Новая Гвинея и Австралия.

Замечания. Геккоты (Gekkota) – обширная группа ящериц с практически всемирным распространением. Обладает специфическим набором краниологических признаков. Хотя многие из геккот склонны к лазанию по вертикальным поверхностям, среди них есть наземные и роющие формы. Современная систематика допускает разбиение таксона на

семь семейств, сгруппированных иногда в двух кладах (Gamble et al., 2008 a,b): Pygopodoidea (Pygopodiae, Carphodactylidae и Diplodactylidae) и Gekkonoidea (Eublepharidae, Phyllodactylidae, Sphaerodatylidae и Gekkonidae). Кроме Pygopodiae (чешуеноги), которые не имеют конечностей и обладают комплексом признаков специализированно роющих форм, остальные семейства микроотряда краниологически охарактеризовать затруднительно.

Как отмечено в предыдущей главе, Gekkonidae s.l. представляют собой две эволюционные линии, которые морфологически (остеологически) друг с другом полностью сливаются. Символизируют две эти линии (семейства, надсемейства) две формы из мела Монголии. В составе одной из них опережающими темпами шла тубуляризация лобной кости, как у раннемелового Hoburogekko suchanovi Alifanov, 1989, а в составе другой – зубных костей, как у Gobekko cretacicus Borsuk-Białynicka, 1991 из позднего мела Монголии.

Семейство Gekkonidae Gray, 1825 s.l.

Типовой род – Gekko Laurenti, 1768.

Диагноз. Предорбитальная часть черепа относительно короткая. Глазницы крупные. Слуховые кости тонкие. Между супраангулярным и ангулярным отростками зубных костей обычно сформирована вырезка. Конечности всегда развиты.

Состав. Кроме типового, более 60 современных и несколько ископаемых родов: Laonogekko Auge, 2003; ранний эоцен Франции; Cadurcogekko Hoffstetter, 1946; средний–поздний эоцен Франции; Rhodanogekko Hoffstetter, 1946; средний эоцен Франции; Gerandogekko Hoffstetter, 1946; ранний миоцен Франции; Cretaceogekko Arnold et Poinar, 2008; альб–сеноман Бирмы; Hoburogekko Alifanov, 1989; ранний мел Южной Монголии; Gobekko Borsuk-Bialynicka, 1990; поздний мел Южной Монголии.

Замечания. До открытия меловых форм в Монголии наиболее древним представителем геккот считался Rhodanogekko Hoffstetter, 1946 из среднего эоцена Франции (Hoffstetter, 1946). Ныне древнейшей европейской формой является раннеэоценовый Laonogekko Auge, 2003 (Augé, 2005). Интересные находки гекконид сделаны в альб-сеноманском янтаре Бирмы (Cretaceogekko burmae Arnold et Poinar, 2008: Arnold, Poinar, 2008; Daza et al., 2016). Они указывают на наличие специализации в сторону передвижения по вертикальным повехностям, которая сложилась уже у меловых гекконов.

Род Hoburogekko Alifanov, 1989

Hoburogekko: Алифанов, 1989а, с. 124; Алифанов, 2012б, с. 33.

Типовой вид – Hoburogekko suchanovi Alifanov, 1989; ранний мел Южной Монголии.

Диагноз. Орбиты очень крупные. Носовые отверстия небольшие. Предглазничная часть черепа очень высокая и короткая. Лобные кости сросшиеся, сравнительно широкие, их ростральный конец в два раза уже окципитального. Ольфакторный канал бесшовный, открывается на уровне начала задней четверти длины лобных костей. Верхнечелюстные кости с высоким дорсальным отростком. Позади предчелюстных костей они формируют взаимный контакт. Сошники крупные и субтреугольные по форме. Задний край каждого сошника имеет глубокую V-образную вырезку. Меккелев канал на зубных костях не замкнутый. На верхнечелюстных костях около 20 цилиндрических иногда немного изогнутых зубов.

Видовой состав. Типовой вид.

Hoburogekko suchanovi Alifanov, 1989

Табл. XIII, фиг. 1–4

Hoburogekko suchanovi: Алифанов, 1989а, с. 124, рис. 1, 2; Алифанов, 2012б, с. 33, табл. III; Daza et al., 2012b, p. 1303, fig. 1, 2.

Hoburogekko sukhanovi: Alifanov, 2000, p. 380; Алифанов, 2000, с. 67, рис. 28, б, в.

Голотип – ПИН, № 3334/50l, предорбитальный фрагмент черепа; Монголия, Уверхангайский аймак, местонахождение Хобур; нижний мел, хухтыкский горизонт, свита не определена.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Ископаемые материалы по Hoburogekko suchanovi Alifanov, 1989 резко удревняют реальный возраст геккот и являются важным аргументом для гипотезы азиатского происхождения этой группы, что по современному космополитному распространению группы не очевидно. H. suchanovi документирует раннюю стадию эволюции черепа Gekkota. Яркая характеристика этого вида, отличающая его от современных представителей группы, – незамкнутый меккелев канал. Последний признак ставит под сомнение принадлежность зубных костей, указанных в типовой серии, гекконидам, поскольку противоречит представлению о синапоморфности этой особенности (Borsuk-Białynicka, 1990). Однако число, размеры и строение зубов на зубных костях свидетельствуют об идентичности их с голотипом, представленного черепом. H. suchanovi также обладает относительно крупными скуловыми костями, но глазница у этой формы, возможно, была уже разомкнутой (Daza et al., 2012b) как у всех современных форм.

По морфологическим деталям Hoburogekko suchanovi Alifanov, 1989 напоминает современные виды геккот (Алифанов, 1989а), в том числе по вентральному срастанию субольфакторных отростов (этот признак не развит только у современного Pristurus). Характерный для H. suchanovi несросшийся меккелев канал не известен у других геккот.

Данная комбинация признаков оставляет H. suchanovi в неопределённом положении относительно других ископаемых и современных геккот. В некоторых современных работах этот вид рассматривается как родственник “карфодактилида” современного Phyllurus platurus (Daza et al., 2012b) или как базальный член всех известных геккот (Daza et al., 2013).

Материал. Голотип; экз. ПИН, № 3334/501, фрагментарная верхнечелюстная кость; экз. ПИН, № 3334/502–№ 3334/506, целые и фрагментраные зубные кости; типовое местонахождение.

Род **Gobekko Borsuk-Bialynicka, 1990**

Gobekko: Borsuk-Białynicka, 1990, p. 68; Алифанов, 2012б, с. 34.

Типовой вид – Gobekko cretacicus Borsuk-Bialynicka, 1990; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Длина черепа около 15 мм. Рыло относительно короткое. Средняя часть восходящего отростка предчелюстной кости не расширена. Носовые, лобные и теменные кости парные. Вырезка между задним краем носовых костей практически не выражена. Лобные кости длиннее теменных. Рострально они формируют контакт с верхнечелюстными костями с помощью отростков, которые по длине равны половине длины носовых костей. Ольфакторные отростки лобных костей имеют шовное соединение. Теменные кости широкие, несут остеодермальную скульптуру. Их ростролатеральные отростки чётко не выражены. Затылочные отростки теменных костей короткие, ориентированы окципитально. Сошники сросшиеся и очень широкие. Сошниковый отросток нёбных костей короткий и широкий. Инфраорбитальные окна небольшие. Вырезка между ангулярным и супраангулярным отростками зубных костей обширная. Ангулярный отросток этих же костей достигает уровня середины постдентальной части ветви нижней челюсти. Края меккелевых каналов сросшиеся. Ретроартикулярные отростки прямые, без выемок и выступов. На верхнечелюстных костях сформировано по 27 зубов.

Видовой состав. Типовой вид.

Gobekko cretacicus Borsuk-Bialynicka, 1990

Рис. 74

Gobekko cretacicus: Borsuk-Białynicka, 1990, p. 69, pl. 17, pl. 18; fig. 1-3; Alifanov, 2000, p. 380; Алифанов, 2000, с. 67; Алифанов, 2012б, с. 35; Daza et al., 2013, p. 432, fig. 2–7 a–d.

Голотип – ZPAL, № MgR-II/4, фрагментарные череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Баин-Дзак; поздний мел, нижний–средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская свита.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Рис. 74. Реконструкция черепа Gobekko cretacicus Borsuk-Bialynicka, 1990, Gekkonidae s.l. (по голотипу PAL, № MgR-II/4; Borsuk-Białynicka, 1990, фиг. 1; Алифанов, 2012б, рис. 11): *а* –сверху, *б* – снизу; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Баин-Дзак; поздний мел, нижний–средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская свита.

Замечания. Gobekko cretacicus Borsuk-Bialynicka, 1990 – самый полный и подробно охарактеризованы мезозойский геккон. Некоторые детали морфологии этого вида были получены с помощью компьютерной томографии с высокой разрешающей способностью (Daza et al., 2013). Связь G. cretacicus с какими-либо современными и ископаемыми формами Gekkonidae s.l. точно установить невозможно. В ряде недавних работ G. cretacicus рассматривается или в составе Gekkota (Conrad, Norell, 2006; Daza et al., 2013), или в качестве их внешней группы в рамках кладистического таксона Gekkonomorpha (Conrad, 2008), целесообразность выделения которого вызывает сомнение. Хотя G. cretacicus обладает типичным набором черт современных геккот, он явно представляет собой их архаическую линию (Daza et al., 2013), судя по непарности осевых костей крыши черепа и несросшемуся (но замкнутому) ольфакторному каналу лобной кости. Возможно, близок современному Pristurus, у которого ольфакторный канал открыт.

Открытие Gobekko cretacicus Borsuk-Bialynicka, 1990 и Hoburogekko suchanovi Alifanov, 1989 указывает, по мнению Борсук-Бялыницкой (Borsuk-Białynicka, 1990), на азиатское происхождение Gekkonidae.

Материал. Голотип; экз. ZPAL, № MgR-II/43, № MgR-II/47, фрагментарные черепа; типовое местонахождение.

МИКРООТРЯД LACERTIA ALIFANOV, 1993

Диагноз. Височные дуги всегда полные. Верхние височные окна частично или полностью закрыты. Тип нёба диплоглоссопалатинарный.

Состав. Надсемейства Gymnophthalmoidea Merrem, 1820; современность Южной Америки, палеоцен–современность Европы, ранний олигоцен–современность Азии, современность Африки; Feylinioidea Camp, 1923; современность Африки.

Замечания. Таксон Lacertia предложен нами (Алифанов, 1993б, 2000) для классификации семейств Lacertidae и Gymnophthalmidae (микротейиды), которые уклоняются по строению костей нижней челюсти от типичных Scincomorpha, но близки к Gekkota. Ранее оба семейства предлагал сблизить В. Преш (Presh, 1983). Гипотезе связи микротейид и макротейид, традиционно рассматриваемых совместно в семействе Teiidae, противоречат разные типы строения нёба (у микротейид выражена диплоглоссопалатинарность), височных дуг (сцинкогеккономорфный тип), зубных костей (пересекают уровень переднего ангулярного отростка) и зубов (эу- или гиперплевродонтные). К Lacertia мы причисляем и семейство Feyliniidae, обладающее комплексом признаков специализированно роющих форм.

Надсемейство Gymnophthalmoidea Merrem, 1820

Диагноз. Стремечки тонкие. Круглые окна сформированы. Зубы эу- и гиперплевродонтные, часто двух- и трехвершинные. Туловищные остеодермы отсутствуют.

Состав. Семейства: Lacertidae Gray, 1825; палеоцен Европы–современность Старого Света; Gymnophthalmidae Merrem, 1820; современная Южная Америка.

Семейство Lacertidae Bonapate, 1831

Типовой род – Lacerta Linnaeus, 1758.

Диагноз. Верхние височные окна закрыты. Затылочные отростки теменной кости укорочены. Задний край теменной кости полностью закрывает мозговую капсулу сверху. Пластинчатые кости крупные. Надглазничные остеодермы развиты. Головные остеодермы крупнощитковые и срастаются с покровными костями крыши черепа.

Состав. Кроме типового, более десяти современных родов; ископаемые: Dracaenosaurus Pomel, 1846; поздний олигоцен Франции; Dormaalisaurus Auge et Smith, 2002; ранний–средний эоцен Бельгии; Cernaycerta Auge, 2005; палеоцен Франции; Escampcerta Auge, 2005; средний–поздний эоцен Франции; Gracililacerta Auge, 2005; средний–поздний эоцен Франции; Ligerosaurus Auge et al., 1993; средний миоцен Франции; Mediolacerta Auge, 2005; поздний олигоцен Франции; Plesiolacerta Hoffstetter, 1942; ранний эоцен Бельгии и Англии, средний эоцен–ранний олигоцен Франции; Pseudeumeces Hoffstetter, 1944; ?олигоцен Франции; Quercycerta Auge, 2005; средний–поздний эоцен Франции; Succinilacerta Bohme et Weitschat, 1998; средний эоцен Литвы.

Замечания. Современное распространение семейства Lacertidae охватывает Старый Свет. Его древнейшие несомненные представители происходят из палеоцена Европы, демонстрируя значительное родо-видовое разнообразие (см. Augé, 2005). Вероятно, происхождение лацертид связано с этим континентом, откуда они проникли в Азию и Африку. Отсутствие этой группы на Мадагаскаре указывает на позднее начало её экспансии.

Eolacerta Noth, 1940 из среднего эоцена Германии, упоминаемая иногда (Estes, 1983a) в составе семейства, не показывает связи с Lacertidae (Müller, 2001). С нашей точки зрения, эта форма может принадлежать семейству Scincidae.

Неопределимые точно до рода или вида находки Lacertidae (в основном Lacerta или Eremias) известны из плиоцена Азербайджана, Грузии, Молдавии, Туркмении и Украины, а также из плейстоцен–голоценовых местонахождений Башкирии, Грузии и Украины. Литература с их упоминанием в странах бывшего СССР приведена Г.А. Зеровой и В.М. Чхиквадзе (1984). Раннеолигоценовые находки в Центральной Азии фиксируют факт проникновения лацертид на данную территорию, очевидно, из Европы, где они разнообразны в палеогене. Наличие лацертид в эоцене Монголии, о чем сообщалось ранее (Бадамгарав, Решетов, 1985), не подтверждается.

Род **Lacerta Linnaeus, 1758**

Типовой вид – Lacerta agilis Linnaeus, 1758.

Диагноз. Небольшие и среднеразмерные ящерицы. Дорсальные чешуи маленькие или умеренных размеров. Теменное отверстие выражено. Лобные кости парные. Заглазничные и заднелобные кости обычно самостоятельные. Ключицы сильно расширены медиально. Межключица крестообразная. Стернальные фонтанели есть.

Видовой состав. Кроме типового, около 45 современных видов; ископаемые: L. goliath Mertens 1942; L. maxima Bravo, 1953; голоцен Канарских островов; L. siculimelitensis Böhme et Zammit-Maempel, 1982; плейстоцен Мальты; L. ruscinensis Deperet, 1890; плиоцен Франции; L. filholi Auge, 1988; ранний олигоцен–ранний миоцен Франции.

Замечания. Список вымерших видов приведен по работе Р. Эстеса (Estes, 1983a) без сомнительных определений и с включением Lacetra filholi Auge, 1988.

Lacerta sp. 1

Рис. 75

Lacerta sp.: Алифанов, 2000, с. 66, рис. 39, а; Алифанов, 2012б, с. 37.

Материал. Экз. ПИН, № 4752/5, правая верхнечелюстная кость; Монголия, Восточно-Гобийский аймак, местонахождение Эргилийн-Дзо; палеоген, нижний олигоцен, свита эргилийн-дзо.

Рис. 75. Верхнечелюстная кость Lacerta sp., Lacertidae; Монголия, Восточно-Гобийский аймак, местонахождение эргилийн-дзо; палеоген, нижний олигоцен, свита эргилийн-дзо: *а* – правая верхнечелюстная кость лабиально (экз. ПИН, № 4752/5), *б* – фрагмент левой верхнечелюстной кости с зубами лингвально (экз.ПИН, № 4751/2).

Замечания. Среди немногочисленных остатков ящериц из местонахождения Эргилийн-Дзо лацертиды представлены небольшой (длина верхнечелюстной кости около 7 мм) формой с высокими двухвершинными зубами, как у многих современных видов Lacerta, которые составляют большую часть зубного ряда (двухвершинным зубам предшествует серия конических зубов).

Lacerta sp. 2.

Lacerta sp. 1, 2, 3: Böhme, 2007, s. 45; Алифанов, 2012б, с. 36.
Lacertidae indet.: Böhme, 2007, s. 45; Алифанов, 2012б, с. 36.

Материал. Челюстные кости (номера не указаны); Монголия, Баянхонгорский аймак, местонахождения Тацин-Гол, Татал-Гол, Шанд-Гол (нижний олигоцен, свита шанд-гол), Олон-Овоны-Денг (нижний миоцен, свита лоо), Булстын-Худанг (верхний миоцен, свита не установлена).

Замечания. Lacerta sp. из миоцена Монголии не принадлежит распространённому ныне в этой стране L. agilis (Böhme, 2007).

Род **Eremias Wiegmann, 1834**

Типовой род – Eremias velox, Pallas, 1771

Диагноз. Сходны морфологически с Lacerta, но развиты зигосфены позвонков. Трёхвершинные зубы обычно не выражены.

Видовой состав. 35 современных видов.

Eremias sp.

Eremias sp.: Böhme, 2007, s. 45.; Алифанов, 2012б, с. 36.

Материал. Предчелюстная кость (номер не указан); Монголия, Баянхонгорский аймак, местонахождение Булстын-Худанг; верхний миоцен, свита не указана.

Scincogekkonomorpha fam. indet.

Xenosauridae gen. et sp. nov.: Аверьянов, Файнгерц, 2001, с. 6; Алифанов, 2012б, с. 56.

Материал. Челюстные и лобные кости (номера образцов не указаны); Россия, Кемеровская обл., Чебулинский район, местонахождение Шестаково (обнажение 1); нижний мел, баррем–апт, илекская свита.

Замечания. Находки характеризуются высокими зубами с заострёнными верхушками, интерстициальным типом замены, коротким ангулярным отростком зубных костей, непарной лобной костью и другими признаками. Специальных доказательств принадлежности данных находок к Xenosauridae нет. Характерная для ксенозаврид двухвершинность зубов также не упомянута. При поверхностном описании морфологических особенностей и сохранности материала в сочетании с отсутствием его изображений судить о точности первоначального определения невозможно. Не исключено, что речь идёт об остатках представителей обычного для раннего мела сцинкоморфного семейства Ardeosauridae.

П О Д О Т Р Я Д IGUANIA LATREILLE, 1825

Диагноз. Амфикинетизм фирмипалатинарного типа. Верхние височные окна всегда широко открыты. Алярные отростки переднеушных костей часто отсутствуют или небольшие. Медиоокципитальный отросток чешуйчатых костей обычно выражен, а вентрокципитальный отросток этих костей отсутствует. Ретроартикулярные отростки заострённые. Характерны тенденции к срастанию лобных костей, редукции заднелобных костей, уплощению костей височных дуг, расположению теменного отверстия на лобно-теменном шве, формированию высоких и наклонных флангов теменной кости, ведущему к сужению последней, и зигосфен-зигантральному сочлению позвонков. Туловищных остеодерм щиткового типа не бывает.

Состав. Инфраотряды: Iguanota Alifanov, 2000; средняя юра–палеоген Европы, поздняя юра–современность Северной Америки, поздний мел–современность Южной Америки, мел–палеоген Азии, современность Мадагаскара и Африки; Chamaeleomorpha Furbringer, 1900; поздний мел–современность Южной Америки, современность Мадагаскара, Африки и палеоген–современность Индостана; Agamognatha Alifanov, 2000; поздний мел Южной Америки, палеоген Северной Америки, поздний мел–современность Азии, палеоген Европы, палеоген–современность Индостана, миоцен–современность Австралии, современность Африки.

Замечания. Ранее принадлежность к Iguania определяли по непарности лобной кости, положению теменного отверстия на лобно-теменном шве, утрате заднелобных костей в сочетании с формированием выраженного медиального отростка задней части чешуйчатых костей. Однако у меловых игуаний перечисленные признаки не выражены или выражены не полностью. Устойчивым остаётся только наличие медиоокципитального отростка чешуйчатых костей при отсутствии у них вентрокципитального отростка.

Следует отметить, что современные Chamaeleonidae и Agamidae s.l. характеризуются рядом продвинутых одонтологических признаков. В их числе лабиолингвальное уплощение, утрата сменности, ограничение времени роста зубов и формирование гетеродонтии. Для описания зубной системы двух последних семейств обычно применяют термин “акродонтия”, что нельзя признать удачным в силу отсутствия его чёткого определения, которое нередко подменяют характеристикой строения и смены зубной системы (см. главу I). Это представление следует также из данных изучения таких групп, как Priscagamia (Chamaeleomorpha) и Pachyglossa (Agamognatha), у ископаемых представителей которых выявлено некоторое разнообразие строения зубной системы. Последние две группы демонстрируют факт неоднократного формирования гетеродонтии и гемиплевродонтии на основе утраты сменности зубов (рис. 21).

Нельзя игнорировать тот факт, что традиционные Iguanidae ныне охарактеризованы парафилетической группой и раздроблены на серию семейств, что требует классификационного закрепления. При этом, как нами не раз отмечалось, эта группа близка непосредственно не к агамо-хамелеоновому стволу игуаний, а к макротейидам и вымершим мозазаврам.

В соответствии с числом типов строения нижней челюсти и преобразований нёбного комплекса в сторону платиното- и диплоглоссопалатинарности, что свойственно всем инфраотрядам ящериц, нами таксон Iguania реконструирован в виде трёх ветвей, в которых современные Iguanidae s.l., Chamaeleonidae и Agamidae s.l. являются частью таксонов Iguanota, Chamaeleomorpha и Agamognatha (см. главу II) соответственно.

ИНФРАОТРЯД IGUANOTA ALIFANOV, 2000

Диагноз. Лобные кости всегда непарные. Супраангулярный отросток зубных костей расположен ростральнее или вентральнее переднего супраангулярного отверстия. Смена зубов игуанидного типа. Характерно наличие зигосфен-зигантрального сочленения позвонков.

Состав. Микроотряды: Teiumorpha Alifanov, 2000; поздний мел–современность Северной Америки, палеоген–современность Южной Америки, поздний мел Европы и Азии; Mosasauria Marsh, 1880; средняя юра Европы, мел Азии и Северной Америки; Iguanomorpha Furbringer, 2000; мел–палеоген Центральной Азии, поздний мел–современность Северной Америки, миоцен–современность Южной Америки, палеоген Европы, современность Фиджи и Тонга, Мадагаскара.

Замечания. Наиболее проблематичным в инфраотряде Iguanota является микроотряд Mosasauria, обычно рассматриваемый на основании ряда признаков (удлинённые носовые отверстия и дорсальный отросток венечных костей, заострённые зубы и стрептогнатия) в составе или в родстве с варанообразными ящерицами. Однако указанные особенности у последних выражены не всегда, что свидетельствует о параллельном становлении указанного комплекса признаков в рамках двух групп. Вместе с тем мозазавры по строению височных дуг, лобных костей, типа нёба и костей нижней челюсти демонстрируют сходство с макротейидами и игуаноморфами, с которыми они, с нашей точки зрения, филогенетически более всего близки, особенно с последними, судя по типу фенестрации нёбного комплекса (Алифанов, 2000). Не менее спорно в рамках традиционных представлений положение макротейид (Teiumorpha), не показывающих признаков типичных Scincomorpha, к которым их традиционно относят. По типу нёба они отличаются также и от диплоглоссопалатинарных Mosasauria и Iguanomorpha (Iguanidae s.l.).

МИКРООТРЯД TEIUMORPHA ALIFANOV, 2000

Диагноз. Остеодермальная скульптура костей крыши черепа обычно выражена. Заднелобные кости иногда имеют теменные отростки. Алярные отростки переднеушных костей сформированы. Нёбный комплекс платинотопалатинарный. Лабиальный отросток венечных костей всегда развит. Короноидного отростка зубных костей нет. Ангулярный и супрангулярный отростки зубных костей выражены, но уровня переднего супраангулярного отверстия не достигают. Пластинчатые кости крупные. Зубы субплевродонтные, по строению конические, двухвершинные или несимметрично трёхвершинные. Трёхвершинным зубам обычно предшествует серия двухвершинных. Выражена тенденция к обширным отложениям цемента в основании зубов.

Состав. Семейства: Teiidae Gray, 1827; современная Южная Америка; Tupinambidae Daudin, 1802; поздний мел–современность Северной Америки, палеоген–современность Южной Америки, поздний мел Центральной Азии и Европы.

Замечания. Традиционно тейюморфы, или макротейиды, современные представители которых распространены, главным образом, в Южной Америке (лишь род Cnemidophorus проходит на север до южных границ США), рассматривают подсемейством в составе семейства Teiidae вместе с микротейидами (см. «Микроотряд Lacertia»). Статус семейства двум группам придал Р. Эстес (Estes, 1983a) под влиянием ископаемых материалов, в частности, из верхнего мела Монголии. Речь идёт о формах, классифицированных им в подсемействе Polyglyphanodontinae и в составе Teiidae s.str. О других вариантах классификаций макротейид сообщалось в главе II. Нами (Алифанов, 2000, 2012 б), напомним, предложено обособление макротейид от сцинкоморф и ископаемых полиглифанодонтин sensu Estes 1983a, повышение их таксономического ранга до микроотряда (Teiumorpha) и сближение с Iguania вместе с разделением макротейид на семейства Teiidae s.str. и Tupinambidae. По строению височных дуг и нижней челюсти тейюморфы близки к Mosasauria, но по типу нёбного комплекса, как отмечалось выше, они могут быть им противопоставлены (вместе с Iguanomorpha).

Изучение современных Teiidae в более узком смысле привело к выделению в их составе подсемейств Teiinae и Tupinambinae (Presch, 1983; Estes, 1983a). Для ряда форм из верхнемеловых отложений Северной Америки (Chamops, Leptochamops и др.) недавно установлено подсемейство Chamopinae (Denton, O’Neill, 1995). Современные и ископаемые представители макротейид характеризуются двухвершинными зубами, которые составляют основную часть зубного ряда, либо предшествуют серии зубов с несимметрично трёхвершинной верхушкой (см. Presh, 1974; MacLean, 1974). Это обстоятельство предполагает первичную двухвершинность зубов макротейид, что лучше объясняет ряд вторичных

одонтологических специализаций у представителей группы. Например, у Teius и Dicrodon, которые, как и современные Callopistes и Cnemidophorus, не обладают серией трёхвершинных зубов, на двухвершинных зубах происходит постепенное (в пределах зубного ряда) смещение передней дополнительной вершинки на лингвальную сторону зуба. В итоге задние зубы у этих форм приобретают поперечно расширенную верхушку. У современных Kentropyx, Ameiva, Crocodylurus, Tupinambis, Dracaena и ископаемых Chamopinae формируется трёхвершинность зубов с помощью дополнительных задних вершинок. У родов Tupinambis и Dracaena дополнительные вершинки возникают также на премаксиллярных зубах. Уникальность отмеченных особенностей в парах Teius–Dicrodon и Tupinambis–Dracaena в перспективе может послужить основой для перераспределения родов макротейид по выделенным в их составе подгруппам. Важно отметить, что Callopistes и Cnemidophorus (представители типового вида – C. sexlineatus – обладают только двухвершинными зубами), возможно, близки к Teiidae s.str., а Ameiva, Kentropyx, Crocodylurus и ископаемые Chamopinae, обладающие серией трёхвершинных зубов, могут быть объединены с современными Tupinambis и Dracaena в Tupinambidae.

Самые ранние изолированные находки позднемеловых тейидообразных ящериц представлены североамериканскими авторами (Marsh, 1892; Camp, 1923; Gilmore, 1928), где они, однако, определены в составе тех или иных семейств игуаний. В дальнейшем описания новых и в основном фрагментарных позднемеловых форм из Северной Америки в русле более верных определений опубликованы рядом современных авторов (Estes, 1964; Gao, Fox, 1991, 1996 и др.). Представителей группы предварительно указывали из верхнего мела (Valencia et al., 1990; Albino, 1996) и палеоцена (Estes, 1983a; Albino, 1996) Южной Америки. Достоверно они известны из позднего мела Центральной Азии (Алифанов, 2000) и Европы (Venczel, Codrea, 2016). Последняя находка (фрагментарный череп и нижняя челюсть) происходит из раннего маастрихта Румынии (Barbatteius vremiri Venczel et Codrea, 2016).

Семейство Tupinambidae Daudin, 1802

Типовой род – Tupinambis Daudin, 1802.

Диагноз. Серия трёхвершинных зубов выражена.

Состав. Подсемейства: Tupinambinae Daudin, 1802; миоцен–современность Южной Америки; Chamopinae Denton et O'Neill, 1995; поздний мел Северной Америки, Азии и Европы.

Подсемейство Chamopinae Denton et O'Neill, 1995

Типовой род – Chamops Marsh, 1892; поздний мел Северной Америки.

Диагноз. Теменное отверстие открыто в поле теменной кости. Серия двухвершинных зубов короткая. Дополнительные вершинки на всех зубах развиты, но выражены неотчетливо.

Состав. Кроме типового, роды: Haptosphenus Estes, 1964; Meniscognathus Estes, 1964; Glyptogenys Gao et Fox, 1991; Tripennaculus Nydam et Voci, 2007; поздний мел Северной Америки; Leptochamops Estes, 1964 поздний мел Северной Америки и Южной Монголии; Barbatteius Venczel et Codrea, 2016; поздний мел Европы.

Замечания. Таксон Chamopinae (Chamopsinae) установлен (Denton, O'Neill, 1995) при описании Prototeius stageri Denton et O'Neill, 1995 из кампана США (Нью-Джерси). Нами этот вид рассмотрен в составе семейства Mongolochamopidae (Macrocephalosauria).

Род **Leptochamops Estes, 1964**

Leptochamops: Estes, 1964, p. 110; 1983, p. 91; Алифанов, 2012б, с. 65.

Типовой вид – Chamops denticulatus (Gilmore, 1928); поздний мел Северной Америки.

Диагноз. Зубы высокие и гомодонтные. На верхнечелюстных и зубных костях их по 20–25. Серия двухвершинных зубов короткая.

Видовой состав. Типовой вид.

Замечания. Предположительное определение ящерицы из альб-сеноманского янтаря Бирмы как Leptochamops (Daza et al., 2016; фиг. 4, J-A, J-B) морфологически не обосновано в силу отсутствия достаточных данных. Например, признаки зубной системы не позволяют подтвердить сделанное определение, поскольку представители рода, как и все Tupinambidae, обладает серией двухвершинных зубов между коническими и несимметрично трёхвершинными зубами. Зубов этой серии у бирманской ящерицы нет. Скорее всего, она – представитель Iguanomorpha.

Leptochamops sp.

Табл. XIV, фиг. 1

Leptochamops sp.: Алифанов, 2000, с. 75, рис. 30, е; Алифанов, 2012б, с. 65, рис. 28.

Материал. Экз. ПИН, № 3139/10, правая зубная кость; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Цаган-Хушу; верхний мел, верхний кампан, нэмэгэтинский горизонт, нэмэгэтинская свита.

Замечания. Описанный ранее по челюстным костям Chamops denticulatus Gilmore, 1928 Р. Эстес (Estes, 1964) отнес к роду Leptochamops на основании большего числа (до 25) высоких и гомодонтных зубов. Образец из Цаган-Хушу демонстрирует сходство по строению зубов именно с последним видом, но отличается от него их меньшим числом – не более 20.

МИКРООТРЯД MOSASAURIA MARSH, 1880

Диагноз. Остеодермальной скульптуры костей крыши черепа нет. Носовые отверстия удлинённые, ориентированы ростродорсально. Носовые кости небольшие и часто утрачивают самостоятельность. Заглазничные кости всегда образуют длинный теменной отросток, расположенный окципитальнее заднелобной кости. Тип нёба диплоглоссопалатинарный. Между задними концами длинных сошников обычно расположена глубокая вырезка. Алярные отростки переднеушных костей развиты. Короноидного отростка зубных костей нет. Задний край зубных костей уровня переднего супраангулярного отверстия не пересекает. Лабиальный отросток венечных костей не развит. Пластинчатые кости обычно не редуцированы. Зубы субплевродонтные. Их верхушки заострённые, нередко загнуты назад.

Состав. Надсемейства: Mosasauroidea Gervais, 1859; ранний мел Европы, поздний мел всесветно; Bavarisauroidea Kuhn, 1961, средняя юра–ранний мел Европы, мел Центральной Азии и ранний мел Северной Америки.

Замечания. Проблема филогенетических связей мозазаврообразных ящериц стояла в центре некоторых ранних классификаций. Мнения с самого начала разделились. В одном случае предполагалась их независимость от настоящих ящериц (Cope, 1900), а в другом – тесное родство с варанидами (Fürbringer, 1900; Pregill et al., 1986, и др.), иногда в рамках общего таксона Platynota (Camp, 1923; McDowell, Bogert, 1954; Russell, 1967; Carroll, Debraga, 1992, и др.). Последняя точка зрения доминировала долгое время, несмотря на то, что она имеет ряд противоречий. Например, ископаемая группа характеризуется другим типом нёба (диплоглоссопалатинарностью), игуанидной заменой зубов и развитием зигосфен-зигантрального сочленения позвонков, которые для современных ископаемых варанообразных ящериц установить не удаётся. Всё это делает вероятным становление параллельного по некоторым признакам сходства мозазаврид (из всех Mosasauria) и варанид (из всех Platynota). Платинотная гипотеза в последние годы была не раз поставлена под сомнение. Существуют две альтернативные точки зрения: мозазаврообразным ящерицам отводится место у основания сцинкогекономорф (Caldwell, 1999; Gauthier et al., 2012) или признаётся родство с игуаниями (Алифанов, 2000); в том числе как сестринская группа игуаноморф (Алифанов, 2012б).

Для мозазавров, как и для современных Iguanomorpha, характерна непарная лобная кость, отсутствие вентроокципитального отростка чешуйчатых костей, субтреугольная форма ретроартикулярных отростков, а также положение теменного отверстия на лобно-теменном шве. Эти же признаки характерны и для макротейид (Teiumorpha). Две последние группы сходны друг с другом наличием игуанообразного расположения медиального

отростка заглазничных костей позади заднелобной кости, короткими зубными костями, отсутствием у них короноидного отростка, субплевродонтным прикреплением зубов (большинство этих признаков отмечено также у игуаноморф, но только у отдельных их групп или представителей). Однако платинопалатинарность тейюморф ставит их в обособленное положение в сравнении с диплоглоссопалатинарными игуаниями – мозазавриями и игуаноморфами. В настоящей работе, как и ранее (Алифанов, 2012б), микроотряд Mosasauria принимается нами в составе двух надсемейств: Mosasauroidea и Bavarisauroidea. Последние представляют собой, вероятно, наземную ветвь. Мозазавроидная линия в обзоре не рассматривается, поскольку является отдельным направлением палеонтологии ящериц и пресмыкающихся вообще. Некоторые данные по мозазавридам из Северной Азии указаны в нашей публикации (Алифанов, Грабовский, 2017).

Надсемейство Bavarisauroidea Kuhn, 1961

Диагноз. Нижнечелюстные ветви тонкие. Зубные кости короткие; их ангулярный и супраангулярный отростки разделяет глубокая вырезка. Зубы мелкие заостренные и загнуты назад. Конечности не редуцированы.

Состав. Семейства: Bavarisauridae Kuhn, 1961, поздняя юра Европы, ранний мел Центральной Азии; Huehuecuetzpallidae fam. nov.; ранний мел Северной Америки; Paravaranidae Borsuk-Bialynicka, 1984; поздний мел Центральной Азии.

Замечания. В составе надсемейства нами выделен новый таксон – Huehuecuetzpallidae fam. nov. Его типовой род – Huehuecuetzpalli (H. mixtecus) – описан из раннего мела (альб) Мексики (Reynoso, 1998). Находка известна практически по полному скелету с черепом на сланцевой породе. По строению черепа обсуждаемая форма из Мексики напоминает Paravaranus Borsuk-Bialynicka, 1984, но отличается высоким боковым контуром черепа, массивными и раздельными предчелюстными и носовыми костями, более многочисленными заострёнными зубами, амфицельностью позвонков в сочетании с зигосфен-зигантральным сочленением, несросшимися проксимальными тарзалиями и наличием остеодерм спины вдоль её осевой линии (данные признаки следует считать диагнозом нового семейства). Филогенетически в первоописании мексиканская форма рассматривалась как базальная ящерица.

Не исключено, что к новому семейству принадлежит Parviraptor (P. estesi) Evans, 1994 из средней юры–раннего мела Англии и поздней юры Европы. В первоописании последняя форма классифицирована в составе базальных Platynota (Evans, 1994a), Gekkonomorpha (Conrad, 2008) или Anguimorpha (Evans et al., 2006b). Её сходство с Huehuecuetzpalli mixtecus Reynoso, 1998, кроме заострённых зубов, состоит в зигосфен-зигантральном сочленении амфицельных позвонков (нет у Bavarisauridae и Paravaranidae).

Существует мнение о принадлежности Parviraptor Evans, 1994 змеям (Caldwell et al., 2015). Сходные по строению челюстей и зубов формы указаны из средней юры Англии (Eophis Caldwell et al., 2015), верхней юры США (Diablophis Caldwell et al., 2015) и Португалии (Portugalophis Caldwell et al., 2015). С нашей точки зрения, данные материалы также принадлежат архаичным мозазаврам, возможно, Huehuecuetzpallidae fam. nov.

Семейство Bavarisauridae Kuhn, 1961

Типовой род – Bavarisaurus Hoffstetter, 1953; поздняя юра Германии.

Диагноз. Заднелобные кости небольшие. Чешуйчатые кости без явно выраженного вентрального отростка. Предчелюстные и носовые кости парные. Позвонки амфицельные. Зигосфен-зигантрального сочленния позвонков нет.

Состав. Типовой род.

Род **Bavarisaurus Hoffstetter, 1953**

Bavarisaurus: Hoffstetter, 1953, p. 348; Estes, 1983a, p. 65; Evans, 1994b, p. 37; Алифанов, 2012б, с. 66.

Типовой вид – Homoeosaurus macrodactylus Wagner 1852; поздняя юра Германии.

Диагноз. Череп около 20 мм в длину. Предлобные кости широкие. Зубы эуплевродонтные, немногочисленные, острые и искривлённые. Конечности длинные. Проксимальные тарзалии сливаются.

Видовой состав. Типовой вид.

Замечания. Баваризавр (Bavarisaurus macrodactilus Hoffstetter, 1953) описан по находке из верхнеюрских отложений Германии (Зольнгофен) сначала в составе рода Homoeosaurus von Meyer, 1847 (Sphenodontidae). При переизучении его иногда относили к Iguania (Hoffstetter, 1955; Cocude-Michel, 1963, и др.). Позднее было замечено, что вид не имеет характерных для игуаний признаков черепа (Hoffstetter, 1964), и его включили в состав Gekkota. Однако и для такого взгляда нет весомых оснований, хотя последнее определение не раз поддерживали (Estes, 1983a; Evans, 1994b). В настоящее время баваризавра рассматривают базальной группой всех ящериц (Evans, Barbadillo, 1998), или Scincogekkonomorpha (Conrad, 2008). Интересно, что второй образец данного вида обнаружен на сланцевой плите со скелетом (в области желудка) тероподного динозавра Compsognathus longipes Wagner, 1859 (Ostrom, 1978).

Переизучение всех известных материалов по Bavarisaurus macrodactilus Hoffstetter, 1953 позволило С. Эванс (Evans, 1994b) создать реконструкцию черепа этого вида, которая легла в основу приведенного выше диагноза семейства. Указанный в нем комплекс признаков, с нашей точки зрения, во многом совпадает с характеристиками Paravaranus angustifrons Borsuk-Bialynicka, 1984 (Алифанов, 2000; Alifanov, 2000) из позднего мела Монголии.

?**Bavarisaurus** sp.

Табл. XIV, фиг. 2

Bavarisaurus sp.: Алифанов, 2000, с. 75; Алифанов, 2012б, с. 66.

Материал. Экз. колл. ПИН, № 3953/100, левая зубная кость с зубами; Монголия, Кобдоский аймак, Сангиндалайнурская впадина, местонахождение Татал; ранний мел, готерив–баррем, цаганцабская свита.

Замечания. Зубная кость из местонахождения Татал несёт крючковидные зубы, как у Bavarisaurus macrodactylus Hoffstetter, 1953. Находка сделана в тех же отложениях, что и птерозавр Dsungaripterus (Phobetor) parvus Bakhurina, 1982 (Bakhurina, Unwin, 1995).

Семейство Paravaranidae Borsuk-Bialynicka, 1984

Типовой род – Paravaranus Borsuk-Bialynicka, 1984; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Ящерицы сравнительно небольших размеров, с длиной черепа до 3 см. Скуловые отростки верхнечелюстных костей длинные. Глазницы крупные. Носовые кости срастаются друг с другом и с лобными костями. Лобные кости узкие рострально. Скуловые кости в средней части расширены. Все кости височных дуг уплощены дорсовентрально. Теменное отверстие выражено и располагается на лобно-теменном шве, имеющим синусодовидную форму. Сошниковые отростки крыловидных костей смыкаются друг с другом. Зубы на крупных крыловидных костях мелкие и многорядные. Алярные отростки переднеушных костей отсутствуют. Позвонки процельные. Конечности наземного типа. Таранная и пяточная кости сросшиеся.

Состав. Типовой род.

Род **Paravaranus Borsuk-Bialynicka, 1984**

Paravaranus: Borsuk-Białynicka, 1984, p. 14; Алифанов, 2012б, с. 67.

Типовой вид – Paravaranus angustifrons Borsuk-Bialynicka, 1984; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Род монотипичного семейства.

Видовой состав. Типовой вид.

Paravaranus angustifrons Borsuk-Bialynicka, 1984

Рис. 76; табл. XIV, фиг. 3–5

Paravaranus angustifrons: Borsuk-Białynicka, 1984, p. 15, pl. 1, fig. 1, 2; pl. 4, fig. 1; fig. 2, 3, 4, a; Alifanov, 2000, p. 382; Алифанов, 2000, с. 74, рис. 32; Алифанов, 2012б, с. 67, рис. 29.

Голотип – ZPAL, № MgR-I/67, череп; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Рис. 76. Реконструкция черепа и нижней челюсти Paravaranus angustifrons Borsuk-Bialynicka, 1984, Paravaranidae (по голотипу ZPAL, № MgR-I/67 и экз. ПИН, № 4487/15; Алифанов, 2000, рис. 32; Алифанов, 2012б, рис. 29): *а* – череп сверху, *б* – небный комплекс снизу, *в* – левая ветвь нижней челюсти лабиально; Монголия, Южно-Гобийский аймак; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Диагноз. Вид монотипического рода.

Распространение. Поздний мел Южной Монголии.

Замечания. В первоописании для Paravaranus angustifrons отмечены архаичность и варанообразность (Borsuk-Białynicka, 1984). Однако эта форма проявляет краниологическое сходство с семействами, входящими в состав Mosasauria (Алифанов, 2000; Alifanov, 2000). Сходство основано на удлинённых носовых отверстиях, небольших носовых костях, непарной лобной кости, связи медиального отростка заглазничных костей с теменной костью позади заднелобных костей, формировании V-образной вырезки между задними краями сошников, озублении сошниковых отростков крыловидных костей вдоль медиального края, отсутствии короноидного отростка зубных костей, коротких зубных костях, которые не распространяются за уровень переднего супраангулярного отверстия, острых и загнутых назад зубах. Дж. Конрад (Conrad, 2008) рассматривает P. angustifrons как внешнюю группу по отношению к кладе Mosasauria в составе Mosasauriformes.

Дополнительные находки позволили уточнить некоторые неизвестные ранее детали строения черепа данного вида, в частности, височных дуг, нижних челюстей и посткраниального скелета и дополнить его диагноз. Нами признаётся сестринское родство баваризаврид и паравaранид, которые отличаются от Huehuecuetzpallidae fam. nov. отсутствием остеодерм туловища и зигосфен-зигантрального сочленения позвонков (рис. 35).

Материал. Голотип; экз. ПИН, № 3142/361, череп, нижняя челюсть и шейные позвонки (местонахожение Хермин-Цав); экз. ПИН, № 4487/15, почти полный скелет (местонахождение Хульсан); Монголия, Южно-Гобийский аймак; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

МИКРООТРЯД IGUANOMORPHA FÜRBRINGER, 1900

Диагноз. Тип нёба диплоглоссопалатинарный. Нередко развиты короноидный отросток зубных костей и лабиальный отросток венечных костей. Ангулярный отросток этих костей всегда пересекает уровень переднего супраангулярного отростка, часто вместе с супрангулярным отростком этих же костей. Пластинчатые кости обычно редуцированы, а впереди них зубные кости образуют частично или полностью замкнутый канал (тубулярность). Зубы редко конические, обычно симметрично трёхвершинные, иногда многовершинные; по прикреплению часто гиперплевродонтные, реже эу- и субплевродонтные.

Состав. Надсемейства: Temujinioidea Alifanov, 2012; ранний и поздний мел Центральной Азии; Phrynosomatoidea Fitzinger, 1843; поздний мел–палеоген Центральной и Юго-Восточной Азии, поздний мел–современность Северной Америки, палеоген Европы, современность Мадагаскара; Corytophanoidea Fitzinger, 1843; поздний мел Центральной Азии; палеоген Европы; палеоген–современность Северной Америки, миоцен–современность Южной Америки, современность Мадагаскара; Iguanoidea Oppel, 1811; миоцен–современность Северной Америки, современность Южной Америки и архипелагов Фиджи и Тонга.

Замечания. Современные Iguanidae s.l. насчитывают около 60 родов и 600 видов. В относительно недавних исследованиях группа получила статус парафилетического таксона, что стимулировало дробительские тенденции. Например, Д. Фрост и Р. Этеридж (Frost, Etheridge, 1989) разделили традиционное семейство на восемь семейственных групп (Corytophanidae; Crotaphytidae; Hoplocercidae, Iguanidae, Opluridae, Phrynosomatidae, Polychrotidae, Tropiduridae), число которых далее было увеличено (добавлены Leiocephalidae, Leiosauridae, Liolaemidae: Frost et al., 2001; Shulte et al., 2003). Такое дробление принято во многих современных кладистических и молекулярно-генетических работах (иногда семействам придаётся подсемейственный ранг: Gauthier et al., 2012). Однако без детальных краниологических исследований классификация тех или иных групп и реконструкция их филогенетических связей весьма спорны.

Найти решение указанной проблемы ранее мы пытались с помощью морфологических признаков, которые слабо использованы в практике других работ (Алифанов, 2012 б, 2013, 2016б). Наш опыт показывает, что разные группы игуаноморф обладают различным строением передней части височных дуг (рис. 36) и несколькими вариантами строения зубных костей (рис. 37). Последние, подчеркнём, удлинённые, обычно простираются либо ангулярным отростком, либо вместе с супрангулярным отростком окципитальнее и ниже переднего супраанглярного отверстия (игуаноморфный тип), а также формируют тубу-

лярную структуру (края зубной кости смыкаются медиальнее меккелевого канала). Тубулярность у других групп игуаний в норме не проявляется и указывает на монофилетичность игуаноморф. У последних она имеет два состояния: неполное, т.е. смыкание не сопровождается срастанием краев (не считая случаев у престарелых особей), и полное, т.е. смыкание сочетается с утратой шва уже на ранних стадиях онтогенеза. Кроме того, зубные кости игуаноморф показывают наличие трёх очевидных вариантов строения заднего края: укороченного (супрааангулярный отросток не пересекает линии переднего супраангулярного отверстия), нормального (супраагулярный отросток пересекает уровень переднего супраангулярного отверстия; по длине он равен ангулярному отростку; между двумя отростками имеется отчетливая вырезка) и удлинённого (супраангулярный отросток широкий в основании и крупнее ангулярного отростка; между отростками нет глубокой вырезки).

Укороченный тип строения зубной кости отмечен у Temujiniidae, Phrynosomatidae, Polrussiidae, отчасти у Iguanidae s.str. (Sauromalus), нормальный – у Corytophanidae, Polychrotidae, большинства Iguanidae s.str., Arretosauridae, Crotaphytidae, а удлинённый – у Opluridae (Oplurus), Tropiduridae и Leiocephalidae. Первый (укороченный) тип раньше других проявляет себя в филогенезе разных ветвей игуаноморф, поэтому развитие данного признакового ряда во времени проходило, скорее всего, в сторону третьего (удлинённого) типа.

По нашим данным, типы тубулярности стабильны в филогенезе игуаноморф, на что указывает их раннее формирование и последующее поддержание в палеонтологической летописи (оба отмечены в составе позднемеловых игуаноморф Монголии). В итоге возникает уверенность, что основные семейства игуаноморф можно охарактеризовать по комплексу признаков, которые сочетают в себе типы тубулярности, а также строения заднего края зубных костей и лабиального отростка венечных костей. Мы предполагаем у игуаноморф троекратное формирование сходств строения заднего края зубных костей, которое сочетается с различиями по типу тубулярности и форме лабиального отростка венечных костей (рис. 37).

В общей схеме обособленное положение занимают Temujiniidae, отличающиеся специфическим строением височных дуг. В частности, в отличие от игуаноморф современного типа, у которых происходит редукция заднелобных костей, строение височных дуг темуджиниид выражается в развитии на заднелобных костях раздвоенного латерального (он охватывает спереди и сзади короткий медиальный отросток заглазничных костей) и париетального отростков (рис. 36, *а*). У других игуаноморф развит тренд на редукцию заднелобных костей (рис. 36, *б, в*).

При обсуждении фриносоматид, у которых задний край зубных костей имеет укороченное строение, необходимо указать на ростро-вентральную ориентацию оси лабиального отростка венечных костей и его широкое налегание на зубную кость. Эти же признаки отмечены у группы песчаных ящериц, обладающих более продвинутым (нормальным) типом строения заднего края зубной кости (рис. 37, *а*). У других неполнотубулярных игуаноморф обнаруживается вентральное направление оси лабиального отростка венечных костей с незначительным налеганием его на зубную кость. Эти признаки отмечены у современных Crotaphytidae (нормальный тип заднего края зубных костей) и у ящериц группы Sceloporus (задний край зубных костей близок к удлинённому типу). Для мадагаскарского Oplurus (Opluridae), обладающего удлинённым типом зубных костей, а также для ископаемых Arretosauridae (нормальный тип) характерно отсутствие обсуждаемого отростка (рис. 37, *а*). Все семейства и группы этого морфотипа нами рассматриваются в составе надсемейства Phrynosomatoidea.

У полнотубулярных игуаноморф трансформация заднего края зубных костей проходила в двух отчетливых филогенетических линиях, судя по форме лабиального отростка венечных костей, который у одних отсутствует или сравнительно небольшой, а также ориентирован вентрально или вентро-окципитально, а у других – крупный и ориентирован ростро-вентрально. Первый вариант отмечен у форм, относимых нами к надсемейству Corytophanoidea (рис. 37, *б*), в составе четырех семейств: позднемеловых Polrussidae Alifanov, 2018 (укороченный тип), современных Corytophanidae, Polychrotidae (нормальный тип) и Tropiduridae (удлиненный тип). Второй вариант представлен у части Iguanoidea, у которых укороченный тип несут Iguanidae s.str., нормальный – часть Iguanidae s.str. и Anolidae, а удлинённый – Leiocephalidae (рис. 37, *в*).

Заметим, что Leiosaurus, типовой род Leiosauridae, морфо-типологически не отличим от Polychrus (Polychrotidae), а Liolaemus (Liolaemidae) – от Anolis (Anolidae). Этот факт не допускает возможности синонимизировать Anolidae с Polychrotidae, в свою очередь, идентичных по строению нижней челюсти с Corytophanidae. В итоге валидность ряда групп, особенно Leiosauridae и Liolaemidae, подтвердить краниологическими данными невозможно. Современный род Chalarodon, ныне разделённый на два вида (Miralles et al., 2015), требует более широкой ревизии. По описанным выше критериям он может принадлежать Tropiduridae. Итоговая графическая реконструкция филогенеза игуаноморф (рис. 38) включает ископаемую (Temujinioidea) и три современные ветви (надсемейства): Phrynosomatoidea, Corytophanoidea и Iguanoidea (семейства Leiosauridae и Liolaemidae нами не принимаются).

Представленные выше данные позволяют подойти к задаче по определению ископаемых форм. В Центральной Азии, кроме вымерших семейств (Temujiniidae, Polrussiidae, Arretosauridae), нами отмечены находки современных Phrynosomatidae (Phrynosomatoidea) в виде его позднемеловых представителей (группа Phrynosoma: Алифанов, 2013).

В верхнем мелу Северной Америки предположительно (уверенное таксономическое заключение не позволяет сделать фрагментарность находок) представлены Phrynosomatidae (Cnephasaurus locustivorus Gao et Fox, 1996; Pariguana lancensis Longrich et al., 2012; Magnuviator ovimonsensis DeMar et al., 2017). Отметим, что каких-либо убедительных и доказанных находок игуаноморф в позднем мелу Южной Америки и Европы нет. Возможные игуаноморфы из маастрихта Испании (Blain et al., 2010), по нашему мнению, принадлежат представителю Pyramicephalosauridae (Macrocephalosauria).

Судя по первоописаниям и некоторым обзорным работам (Augé, 2005; Estes, 1983a), игуаноморфы из палеогена Европы и Северной Америки принадлежат семействам Crotaphytidae (Pseudolacerta mucronata Filhol, 1877), Polychrotidae (Cadurciguana hoffstetteri Auge, 1987), Opluridae (Parasauromalus olseni Gilmore, 1928; Acipion formosum Cope, 1873), группам Sceloporus (Geiseltalilellus lamandini Filhol, 1877; Babibasiliscus alxi Conrad, 2015) и песчаных ящериц (Paradipsosaurus mexicanus Fries et al., 1955).

Древнейший игуаноморф в Северной Америке – Cnephasaurus Gao et Fox, 1996 – происходит из раннего кампана (формация юдит-ривер) Канады. Он принадлежит к семейству Phrynosomatidae.

Надсемейство Temujiniidae Alifanov, 2012

Диагноз. Медиальный отросток заглазничных костей короткий. Заднелобные кости крупные и формируют теменной отросток. Латерально они раздвоены и охватывают медиальный отросток заглазничных костей спереди и сзади. Лабиальный отросток венечных костей на зубную кость не налегает. Супраангулярный отросток короткий и отделён от ангулярного отростка обширной вырезкой. Тубулярность неполная.

Состав. Типовое семейство.

Семейство Temujiniidae Alifanov, 2012

Типовой род – Temujinia Gao et Norell, 2000; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Семейство мнонотипичного надсемейства.

Состав. Типовой род.

Замечания. Семейство Temujiniidae (Алифанов, 2012б) включает единственный вид – Temujinia ellisoni Gao et Norell, 2000. Он описан по серии черепов из верхнего мела Монголии. Установленный также из позднего мела Монголии Saichangurvel davidsoni Conrad et Norell, 2007 не обнаруживает краниологических отличий от предыдущей формы (Алифа-

нов, 2012б), а указанный в составе этого же семейства Magnuviator ovimonsensis DeMar et al., 2017 из кампана Северной Америки не показывает специфических признаков группы. Первоначально T. ellisoni Gao et Norell, 2000 была включена в состав Iguanidae s.l. (Gao, Norell, 2000), позднее рассмотрена в кладистическом таксоне Gobiguania (Conrad, Norell, 2007; Daza et al., 2012a), среди базальных игуаний (Conrad, 2008; Gauthier et al., 2012; DeMar et al., 2017) или в особом семействе и надсемействе в составе игуаноморф (Алифанов, 2012б). Последняя точка зрения основана, в частности, на строении заднелобных костей (рис. 36, *а*), крупных и сложноустроенных как у ископаемых Macrocephalosauria (Chamaeleomorpha). Обе группы демонстрируют ранее не предполагавшуюся у игуаний и отличную от современных форм структуру передней части височных дуг, при которой выражена частичная или полная редукция заднелобных костей вместе с развитием длинного медиального отростка заглазничных костей (рис. 36).

Род **Temujinia Gao et Norell, 2000**

Temujinia: Gao, Norell, 2000, p. 18; Алифанов, 2012б, с. 69.
Saichangurvel: Conrad, Norell, 2007, p. 2.

Типовой вид – Temujinia ellisoni Gao et Norell, 2000; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Череп широкий и уплощённый, длиной до 25 мм. Его предорбитальная часть сравнительно короткая. На лобных и теменных костях слабо выражена остеодермальная скульптура. Теменное отверстие расположено на лобно-теменном шве. Ростральный конец лобных костей ŷже окципитального почти в три раза. Слёзные и надвисочные кости крупные. Вентрально верхнечелюстные кости контактируют позади предчелюстной кости. Предлобные кости тянутся окципитально до середины лобных костей, а медиально формируют контакт с носовыми костями. Окципитально носовые кости разделены вырезкой. Заглазничные кости дорсовентрально уплощены. Фланги теменной кости высокие. Окципитальные отростки этих костей немного длиннее тела самой кости. Базисфеноид и основная затылочная кость примерно равного размера. Парокципитальные отростки длинные. Лабиальный отросток венечных костей широкий и короткий. Вентральный край зубных костей утолщён. Впереди укороченных пластинчатых костей зубные кости образуют замкнутый канал. Передняя треть меккелева канала закрыта щелевидно. Зубы трёхвершинные, эу- и субплевродонтные по прикреплению. На каждой верхнечелюстной и зубной кости по 20–22 зуба. Зигосфен-зигантральные сочленения отсутствуют. Автотомия хвостовых позвонков выражена.

Видовой состав. Типовой род.

Temujinia ellisoni Gao et Norell, 2000

Рис. 77

Temujinia ellisoni: Gao, Norell, 2000, p. 18, fig. 5, 6; Алифанов, 2012б, с. 69, рис. 30; Алифанов, 2018б, с. 63, рис. 2,а,б.

Saichangurvel davidsoni: Conrad, Norell, 2007, p. 2, fig. 1, 3–18.

Голотип – IGM, № 3/63, неполный череп; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Ухаа-Толгод; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Поздний мел Южной Монголии.

Рис. 77. Реконструкция черепа и нижней челюсти Temujinia ellisoni Gao et Norell, 2000, Temujiniidae (по голотипу IGM, № 3/63 и экз. IGM, № 3/858; Gao, Norell, 2000, фиг. 5, b, c; Conrad, Norell, 2007, фиг. 4, a, 8, a): *а* – череп сверху, *б, в* – левая ветвь нижней челюсти лабиально и лингвально (Алифанов, 2012б, рис. 30); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Ухаа-Толгод; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Замечания. Судя по данным, приведённым в первоописании (Conrad, Norell, 2007), Saichangurvel davidsoni из позднего мела Монголии сходен по основным признакам с Temujinia ellisoni Gao et Norell, 2000. Некоторые указанные в описании S. davidsoni отличия (недоокостенение костей крыши черепа вокруг теменного отверстия, отсутствие парных выемок на окципитальном крае теменной кости) не выходят за рамки диагноза и описания T. ellisoni, устанавливаемые на материалах типовой серии последнего вида (Gao, Norell, 2000).

Материал. Голотип; экз. IGM, № 3/64–№ 3/69, фрагментарные черепа; экз. IGM, № 3/858, скелет (местонахождение Ухаа-Толгод); экз. IGM, № 3/70, фрагментарный череп с нижней челюстью (Тугрикийн-Ширэ); Монголия, Южно-Гобийский аймак; верхний мел, средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская (Тугрикийн-Ширэ) и барунгойотская (Ухаа-Толгод) свиты.

Temujiniidae gen. indet. 1

Табл. XV, фиг. 1

Pleurodontagamidae indet: Алифанов, 2000, с. 84, рис. 28, ж.
Iguania fam. indet.: Алифанов, 2012б, с. 129.
Temujiniidae gen. indet. **:** Алифанов, 2018б, с. 64, рис. 1**.**

Материал. Экз. ПИН, №№ 3334/513, 3334/557, 3334/558 лобные кости; Монголия, Уверхангайский аймак, местонахождение Хобур; нижний мел, хухтыкский горизонт, свита не определена.

Замечания. На указанных лобных костях субольфакторных отростков нет. Ширина их наиболее узкой части меньше рострального края кости почти в два раза, а окципитального края – чуть более чем в три с половиной раза. Фасетки для крепления носовых костей глубокие, V-образной формы, медиальными краями не смыкаются. Скульптура дорсальной поверхности составлена небольшими бугорками, их группами и слабо выраженными щитками вдоль краёв задней части, отделёнными друг от друга неглубокими промежутками. Область теменного отверстия окружена широким желобом, который имеет ростральный рукав. Последний до середины кости не доходит. Окципитально на кости формируются две вырезки, придающие лобно-теменному шву волнообразный характер. Площадка прикрепления предлобной кости узкая и V-образная по форме. Фасетка для сочленения с заднелобной костью протяжённая. Основные размеры экз. ПИН, № 3334/513 (в мм): общая длина – 7.2, ширина рострального и окципитального концов – 3 и 5.2, ширина в средней и наиболее узкой части – 1.5, длина фасеток для крепления предлобных и заднелобных костей – 3.2 и 1.5.

Ранее об игуаниях из Хобура сообщалось как о Priscagamidae gen. indet. (Alifanov, 1993; Алифанов, 1993б), Pleurodontagamidae gen. indet. (Алифанов, 2000) и Iguania fam. indet. (Alifanov, 2000; Алифанов, 2012б). В настоящей работе они отнесены к микроотряду Iguanomorpha (Iguanidae s.l.), который в Центральной Азии известен по находкам из отложений позднего мела (Borsuk-Białynicka, Alifanov, 1991; Gao, Hou, 1995b, 1996; Gao, Norell, 2000; Алифанов, 2013) и палеогена (Gilmore, 1943; Estes, 1983a; Алифанов, 2012б) Китая и Монголии.

Лобные кости игуаноморфа из Хобура и Temujinia ellisoni Gao et Norell, 2000 (рис. 1, 2, *б*) можно отнести к общему морфотипу, судя по слабой скульптуре, её бугорчато-щитковому типу, раздельности фасеток носовых костей, удлинённым фасеткам для крепления предлобных костей и развитием обширного жёлоба вокруг теменного отверстия (у T. ellisoni он преобразован в обширную депрессию, охватывающую практически всю заднюю половину лобной кости). От лобной кости голотипа T. ellisoni (IGM, № 3/63) хобурские образцы отличаются крупными вырезками заднего края, несколько более вытянуты-

ми фасетками для крепления носовых костей, резче выраженной остеодермальной скульптурой. Последняя проявляется на всех экземплярах и имеет разную степень отчётливости по сравнению с изображённым экз. ПИН, № 3334/513 (табл. XV, фиг. 1). Среди отнесённых к T. ellisoni находок также наблюдается полиморфизм по развитию скульптуры: от слабой выраженности у голотипа до полного исчезновения у других экземпляров (например, IGM, № 3/64 и IGM, № 3/65).

Temujiniidae gen. indet. 2

Iguania fam. indet: Gao, Nessov, 1998, p. 291, fig. 2, a, b.
Iguania fam. indet.: Алифанов, 2012б, с. 129.
Temujiniidae gen. indet. **:** Алифанов, 2018б, с. 64, рис. 2, в**.**

Материал. Экз. CMGE, № 40/12000, лобная кость; экз. CMGE, № 41/12000, теменная кость; Узбекистан, Каракалпакстан, местонахождение Ходжакуль; нижний мел, верхний альб, нижняя часть ходжакульской свиты.

Замечания. Непарная лобная (более 6 мм в длину) и теменная кости с вырезкой теменного отверстия в области лобно-теменного шва. Теменная кость не имеет следов скульптуры, в отличие от лобной кости, которая несёт слабо выраженную скульптуру бугорчато-щиткового типа. Несомненно, находки принадлежат игуаниям, как и лобные кости из Хобура. Для этой лобной кости указаны отчётливые фасетки крепления заднелобных костей. Узбекский игуаноморф представлен также теменной костью. Она имеет неглубокий вырез теменного отверстия, который меньше, чем на лобной кости. Широкие фланги и затылочный край теменной кости скошены окципитально так, что нижние края экспонируются дорсально, как у Temujinia ellisoni Gao et Norell, 2000. От T. ellisoni экз. CMGE, № 40/12000 отличается очень широкой центральной частью, чуть более резкой скульптурой, более крупными выступами заднего края и обширной депрессией ростральнее и вокруг теменного отверстия.

Надсемейство Phrynosomatoidea Fitzinger, 1843

Диагноз. Медиальный отросток заглазничной кости длинный, контактирует с осевыми костями крыши черепа. Заднелобная кость небольшая или отсутствует. Меккелев желобок не сросшийся.

Состав. Семейства: Phrynosomatidae Fitzinger, 1843; поздний мел Азии и Северной Америки–современность Северной Америки; Arretosauridae Gilmore, 1943; средний эоцен–нижний олигоцен Азии; Crotaphytidae Smith et Brodie, 1982; палеоген–современность Северной Америки; эоцен Европы; Opluridae Moody, 1983; палеоген Северной Америки, современность Мадагаскара.

Семейство Phrynosomatidae Fitzinger, 1843 s.str.

Типовой род – Phrynosoma Wiegmann, 1828.

Диагноз. Венечные кости формируют ориентированные ростровентрально лабиальный отросток, который налегает сверху на зубную кость. Короноидный отросток зубных костей выражен. Супраангулярный отросток не пересекает уровня переднего супраангулярного отверстия, отделён от длинного ангулярного отростка глубокой вырезкой.

Состав. Кроме типового, роды: Desertiguana Alifanov, 2012; Igua Borsuk-Bialynicka et Alifanov, 1991; Zapsosaurus Gao et Norell, 2000; поздний мел Южной Монголии; Anchaurosaurus Gao et Hou, 1995; поздний мел Северо-Восточного Китая; Cnephasaurus Gao et Fox, 1996; поздний мел Канады.

Замечания. Семейство Phrynosomatidae (sensu: Frost, Etheridge, 1989), или “сцелопорины” (sensu: Savage, 1958; Etheridge, de Queiroz, 1988), в настоящее время принимается в виде трёх условно выделяемых ветвей (групп): группа Sceloporus (“типовая” форма и роды Petrosaurus, Uta, Urosaurus и Sator), песчаные (Uma, Callisaurus, Cophosaurus, Holbrookia) и рогатые (Phrynosoma) ящерицы. По данным Р. Этериджа и К. де Кейроса (Etheridge, de Queiroz, 1988), всех фриносоматид объединяет следующий комплекс признаков: небольшой лабиальный отросток венечных костей; закрытый, но не сросшийся меккелев желобок; удлинённые зубные и укороченные пластинчатые кости; утрата зубов на нёбных костях; тонкие ключицы; увеличенные грудинные фонтанели; сокращённое число пресакральных позвонков; отсутствие среднего ряда спинных чешуй; небольшой межпариетальный покровный щиток.

Добавим, что указанные признаки в большинстве случаев являются скорее описательным дополнением к диагнозу семейства. К Phrynosomatidae более всего близка группа песчаных ящериц, представители которой продвинуты по степени удлинения зубных костей (рис. 38).

Необычнее остальных “фриносоматид” выглядят жабовидные (рогатые) ящерицы, обитающие в пустынных и полупустынных областях Северной и Центральной Америки. Для них характерны короткое рыло, гипертрофированная остеодермальная скульптура на костях крыши черепа (в некоторых случаях даже нижней челюсти), иногда преобразованная в костные шипы, субплевродонтные зубы, а также тенденция к утрате пластинчатых, угловых и слёзных костей. Единственный род группы включает около 10 видов, для которых характерен значительный полиморфизм (например, разная степень массивности чешуйчатых и предлобных костей, наличие или отсутствие пластинчатых и угловых костей, остеодермальных шипов и др.).

По признакам диагноза с типовой формой семейства отмечено сходство ископаемых центральноазиатских форм (см. диагноз Phrynosomatidae), что стало для нас основанием выделить все последние формы в общую группу (Phrynosoma), которую мы рассмат-

риваем как Phrynosomatidae s.str. (Алифанов, 2013). На базальное положение последней группы по отношению к другим в составе Phrynosomatidae s.l. указывают укорочение супраангулярного отростка зубных костей, а также отсутствие связи теменной и заглазничных костей при сохранении крупных заднелобных костей, что наблюдается у Igua minuta Borsuk-Bialynicka et Alifanov, 1991 (судя по экз. ПИН, № 4487/8; рис. 78, *а*) и, возможно, было свойственно другим позднемеловым формам.

Род **Igua Borsuk-Bialynicka et Alifanov, 1991**

Igua: Borsuk-Białynicka, Alifanov, 1991, p. 331; Алифанов, 2012б, с. 74.

Типовой вид – Igua minuta Borsuk-Bialynicka et Alifanov, 1991; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Небольшая ящерица с черепом длиной до 15 мм. Предглазничная часть черепа укорочена. Заднелобные кости крупные. Заглазничные и теменная кости контакта не образуют. Нёбные кости широкие, формируют контакт с ростральными отростками крыловидных костей. Квадратные кости удлинённые. Меккелев канал замкнутый, но не сросшийся. Передний конец пластинчатых костей располагается на уровне середины зубного ряда. Зубы трёхвершинные. На каждой челюстной кости не больше 13 зубов.

Видовой состав. Типовой вид.

Igua minuta Borsuk-Bialynicka et Alifanov, 1991

Рис. 78; табл. XV, фиг. 2–5

Igua minuta: Borsuk-Białynicka, Alifanov, 1991, p. 331, fig. 1, 2, 3, a, 4, a; Alifanov, 2000, p. 369; Алифанов, 2000, с. 77, рис. 33, а, б; Алифанов, 2012б, с. 74, рис. 32.

Голотип – ZPAL, № MgR-I/60, фрагментарный череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Рис. 78. Реконструкция черепа и нижней челюсти Igua minuta Borsuk-Bialynicka et Alifanov, 1991, Phrynosomatidae (по экз. ПИН, № 4487/8): *а* – череп сверху, *б* – фрагмент центральной части левой ветви нижней челюсти лабиально (Алифанов, 2000, рис. 33, а, б; Алифанов, 2012б, рис. 32); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Замечания. Крупные заднелобные кости, разделяющие у Igua minuta Borsuk-Bialynicka et Alifanov, 1991 медиальный отросток заглазничных костей и осевые кости крыши черепа (установлено по экз. ПИН, № 4487/8), уникальны для игуаноморф. В первоописании (Borsuk-Białynicka, Alifanov, 1991) I. minuta и Polrussia mongoliensis Borsuk-Bialynicka et Alifanov, 1991 из верхнемеловых отложений Монголии были представлены в составе Iguania fam. indet. Позднее нами (Alifanov, 2000; Алифанов, 2000) обе формы сближены с так называемыми сцелопориновыми игуанами (sensu Etheridge, de Queiroz, 1988), или с Phrynosomatidae (sensu Frost, Etheridge, 1989), что, с нашей текущей точки зрения, справедливо только по отношению к I. minuta. Иногда обе формы рассматривают в родстве с мадагаскарскими Opluridae (Conrad, Norell, 2007; Conrad, 2008).

В семействе Igua minuta Borsuk-Bialynicka et Alifanov, 1991 наиболее обособлено по развитию крупных аддукторных ям, низким пластинчатым костям и небольшому числу зубов.

Материал. Кроме голотипа, экз. ПИН, № 4487/8, фрагментарный череп; типовое местонахождение.

Род **Desertiguana Alifanov, 2013**

Desertiguana: Алифанов, 2013. с. 67.

Типовой вид – Desertiguana gobiensis Alifanov, 2013; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Череп длиной 20–25 мм. На зубных костях меккелев канал закрыт щелевидно примерно до половины зубного ряда, короноидный отросток высокий и узкий; супраангулярный отросток заострён и доходит окципитально до середины дорсального отростка венечных костей, он шире в основании более длинного супраангулярного отростка и отделён от него глубокой вырезкой. На венечных костях лабиальный отросток хорошо развит и налегает сверху на зубную кость, дорсальный отросток высокий и широкий, а ростромедиальный отросток укорочен и широкий. По высоте пластинчатые кости примерно в два раза меньше зубных костей. Зубы по прикреплению гиперплевродонтные. Их основания заужены в полтора – два раза по сравнению с уплощённой и рассечённой на три вершинки верхней частью. Конические зубы отсутствуют. Базальная часть большинства зубов заметно или слегка расширена. На зубных костях расположено по 28 зубов.

Видовой состав. Типовой вид.

Desertiguana gobiensis Alifanov, 2013

Табл. XV, фиг. 6–7

Desertiguana: Алифанов, 2013, с. 68, рис. 2.

Голотип – ПИН, № 4487/9, левая ветвь нижней челюсти без окципитального конца; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Диагноз. Вид мнотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Desertiguana gobiensis Alifanov, 2013 более всего близка Zapsosaurus sceliphros Gao et Norell, 2000 и Anchaurosaurus gilmorei Gao et Hou, 1995 из позднего мела Монголии и Китая соответственно (Алифанов, 2012б). D. gobiensis и A. gilmorei допустимо сблизить по высокому основанию зубов и их увеличенному числу.

Материал. Голотип.

Род **Zapsosaurus Gao et Norell, 2000**

Zapsosaurus: Gao, Norell, 2000, p. 25; Алифанов, 2012б, с. 70.

Типовой вид – Zapsosaurus sceliphros Gao et Norell, 2000; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Череп длиной до 30 мм. Лобные кости очень узкие и слабо расширяются рострально. Окципитальные отростки теменной кости длинее тела самой кости. Предлобные и носовые кости контактируют. Задний конец чешуйчатой кости расширен. Медиально меккелевы каналы закрыты щелевидно на три четверти длины зубного ряда. Аддукторные ямы узкие. Зубы низкие. Первые пять зубов одновершинные, остальные трёхвершинные. Верхняя часть трёхвершинных зубов уплощена. Боковые вершинки заметно меньше центральной. На каждой из челюстных костей по 27 зубов.

Видовой состав. Типовой вид.

Zapsosaurus sceliphros Gao et Norell, 2000

Рис. 79

Zapsosaurus sceliphros: Gao, Norell, 2000, p. 25, fig. 7; Алифанов, 2012б, с. 71.

Голотип – IGM, № 3/71, неполный череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Тугрикийн-Ширэ; верхний мел, джадохтский горизонт, нижний–средний кампан, джадохтская свита.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. В первоописании указано на сходство Zapsosaurus sceliphros Gao et Norell, 2000 с Anchaurosaurus gilmorei Gao et Hou, 1995 из позднего мела Китая, филогенетическая связь которых объявлена неясной. В дальнейшем эти формы сближали с Temujinia ellisoni в Gao et Norell, 2000 составе таксона Gobiguania (Conrad, Norell, 2007) или в качестве обособленной пары форм среди базальных Iguania, но более продвинутых,

чем Phrynosomatidae (Conrad, 2008). Ж. Готье и др. (Gauthier et al., 2012) включают Z. sceliphros в состав Isodontosauridae (вместе с типовым родом и Polrussia mongoliensis Borsuk-Bialynicka et Alifanov, 1991 из позднего мела Монголии). Нами (Алифанов, 2012б) вид сближался с парой позднемеловых азиатских форм Desertiguana gobiensis Alifanov, 2013 и A. gilmorei, а также, более удалённо, с Igua minuta Borsuk-Bialynicka et Alifanov, 1991 из позднего мела Монголии в составе группы Phrynosoma или с Phrynosomatidae s.str.

Материал. Голотип; IGM, № 3/72, левые половины верхней и нижней челюсти; типовое местонахождение.

Рис. 79. Череп и нижняя челюсть Zapsosaurus sceliphros Gao et Norell, 2000, Phrynosomatidae; голотип IGM, № 3/71 (по: Gao, Norell, 2000); *а* – сверху , *б* – снизу, *в* – сбоку; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Тугрикийн-Ширэ; верхний мел, джадохтский горизонт, нижний–средний кампан, джадохтская свита.

Семейство Arretosauridae Gilmore, 1943

Типовой род – Arretosaurus Gilmore, 1943; поздний эоцен Северо-Восточного Китая.

Диагноз. Череп широкий. Кости крыши черепа несут остеодермальную скульптуру гранулярного и (или) мелкощиткового типа. Окципитальный отросток верхнечелюстных костей удлинённый. Фланг супрадентального гребня этих костей расширен вертикально. Ангулярный и супраангулярный отростки зубных костей разделены глубокой вырезкой и пересекают окципитально уровень центра венечных костей. Короноидный отросток зубных костей и лабиальный отросток венечных костей отсутствуют. Зубы конические, заострённые. На нижней челюсти они субплевродонтные по типу прикрепления.

Состав. Кроме типового, роды: Hemishinisaurus Li, 1991; поздний эоцен Северо-Восточного Китая; Dornosaurus Alifanov, 2012; Khaichinguana Alifanov, 2012; средний эоцен Южной Монголии; Ergiliinsaurus Alifanov, 2012; ранний олигоцен Юго-Восточной Монголии.

Рис. 80. Передняя часть скелета Arretosaurus ornatus Gilmore, 1943, Arretosauridae; голотип AMNH, № 6706 (по: Gilmore, 1943, фиг. 7, 9, 10a, 12c): *а* – дорсально, *б* – вентрально, *в* – правая ветвь нижней челюсти лабиально, *г* – зубные кости поперечно; Китай, Внутренняя Монголия, местонахождение Твин-Обоз; палеоген, верхний эоцен, формация улан-гошу.

Замечания. Семейство Arretosauridae выделил Ч. Гилмор (Gilmore, 1943) для классификации Arretosaurus ornatus Gilmore, 1943 из верхнеэоценовых отложений (формация улан-гошу) Внутренней Монголии (Китай), открытого Центральноазиатской экспедиции Американского музея естественной истории (г. Нью-Йорк). Единственный образец этого вида (рис. 80) представляет собой череп длиной 10–11 см и сочленённую с ним переднюю часть посткраниального скелета (шейные позвонки, ребра, фрагменты костей плечевого пояса и передних конечностей). В работе отмечено, что ископаемая форма, несомненно, принадлежащая Iguania, отличается рядом агамоподобных признаков. Именно тип прикрепления зубов подтолкнул Гилмора классифицировать A. ornatus в самостоятельном семействе – Arretosauridae, которое он охарактеризовал как промежуточное между Agamidae s.l. и Iguanidae s.l.

В диагнозе отмечены широкий череп, наличие остеодермальной скульптуры на костях его крыши, сравнительно небольшие глазницы и верхние височные окна, отсутствие теменного отверстия, массивные скуловые кости, вентральное положение угловых костей и другие признаки. Из публикации следует, что на челюстях располагались мелкие и немного искривлённые зубы, субплевродонтные (плевроакродонтные по Ч. Гилмору) по прикреплению на зубных и увеличенные рострально на верхнечелюстных костях.

В дальнейшем обсуждение связей Arretosaurus ornatus Gilmore, 1943 происходило очень редко. Последнее мнение Дж. Конрада (Conrad, 2008) о его сходстве с “прискагамидами” из позднего мела Монголии, Китая и Узбекистана было приведено без аргумента-

ции, но со ссылкой на необходимость переизучения палеогенового вида. Однако позднемеловая группа выглядит не менее проблематично, хотя представлена многими видами и часто полночерепными материалами. По интерпретации того же автора (Conrad, 2008), “прискагамиды”, ранее включавшиеся в Chamaeleonidae (Gilmore, 1943) и Agamidae s.l. (Gao, Hou, 1996; чаще подсемейством Priscagaminae: Borsuk-Białynicka, Moody, 1984; Gao, Hou, 1995b), размещены за пределами таксона Acrodonta, из диагноза которого признаки зубной системы изъяты, но приписаны (упоминаются акродонтные и клыкообразные зубы) кладе, объединяющей Priscagamidae (sensu Алифанов, 1989б) и Acrodonta. С нашей точки зрения (Алифанов, 1996, 2000), “прискагамиды” связаны ближайшим родством с Chamaeleonidae, точнее, с микроотрядом Rhiptoglossa, куда это современное семейство включено.

Р. Эстес (Estes, 1983a) отметил тесную филогенетическую связь Arretosoaurus ornatus Gilmore, 1943 с Iguanidae [s.l.], но сохранил его классификацию в отдельном семействе. Данная точка зрения вполне сочетается с произошедшим разделением традиционных Iguanidae на несколько семейств. Ранее нами (Алифанов, 2000) допускалось, что Arretosauridae могут быть более тесно связаны с современными Tropiduridae и Crotaphytidae, что основано на факте внешнего совпадения некоторых признаков нижней челюсти. По нашим новым данным, мы можем отметить непосредственное родство Arretosauridae с мадагаскарскими Opluridae (Oplurus). Современное семейство более продвинуто в сравнении с Arretosauridae и другими Phrynosomatoidea (рис. 38) по удлинённым задним краям зубных костей при отсутствии короноидного отростка зубных костей и лабиального отростка венечных костей.

Arretosaurus ornatus Gilmore, 1943 – не единственная ископаемая игуаноморфная ящерица, обнаруженная на территории Китая. К последним имеет отношение Hemishinisaurus latifrons Li, 1991 из верхнеэоценовых отложений (формация хеди) Китая (Li, 1991). Он охарактеризован по непарной лобной, предлобным костям и фрагменту верхнечелюстной кости с зубами. В первоописании вид включён в состав семейства Xenosauridae (Anguimorpha, Scincogekkonomorpha), что вызывает сомнение из-за вырезки заднего края лобной кости, свидетельствующей о расположении теменного отверстия на линии лобно-теменного шва, как у типичных Iguania (у Scincogekkonomorpha теменное отверстие сформировано в поле теменной кости или отсутствует, как у современных Xenosauridae). Кроме этого, многочисленные остеодермальные щитки и бугорки на поверхности лобных и предлобных костей указывают на возможную принадлежность H. latifrons к Arretosauridae, единственной группе палеогеновых игуаноморф в Азии. Ряд новых форм арретозаврид нами установлен в палеогене Монголии.

Род **Dornosaurus Alifanov, 2012**

Dornosaurus: Алифанов, 2012а, с. 82.

Типовой вид – Dornosaurus gobiensis Alifanov, 2012; средний эоцен Южной Монголии.

Диагноз. Реконструируемая длина черепа – 30–35 мм. Теменное отверстие крупное. Скульптура уплощённой лобной кости представлена бугорками, щитками и гребнями со сглаженными контурами. Окципитальный конец кости шире переднего не более чем в три раза. Рострально скуловые кости ориентированы к линии верхнечелюстного зубного ряда под углом 45°. Края меккелева желобка постепенно сближаются рострально до образования щели, которая на уровне передней трети зубного ряда меняет положение с латерального на вентральное. Верхне- и нижнечелюстные зубы прямые, иногда незначительно отклонены назад. Каждая челюстная кость несёт до 30 зубов, которые постепенно увеличиваются окципитально.

Видовой состав. Типовой вид.

Dornosaurus gobiensis Alifanov, 2012

Табл. XVI, фиг. 1–7

Dornosaurus gobiensis: Алифанов, 2012а, с. 83, табл. XV, фиг. 1–4.
Arretosauridae gen. indet.: Алифанов, 2012б, с. 73.

Голотип – ПИН, № 3107/321, лобная кость с обломанными передним и латероокципитальными концами; Монголия, Южногобийский аймак, местонахождение Хайчин-Ула II; средний эоцен, свита хайчин, пачка хайч.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Материал. Голотип; экз. ПИН, №№ 3107/322, 323, фрагменты верхнечелюстных костей; экз. ПИН, №№ 3107/307, 314–320, фрагменты зубных костей; типовое местонахождение.

Род **Khaichinguana Alifanov, 2012**

Khaichinguana: Алифанов, 2012а, с. 83.

Типовой вид – Khaichinguana eocaenica Alifanov, 2012; средний эоцен Южной Монголии.

Диагноз. Череп длиной 25–30 мм. Остеодермальные щитки на костях крыши черепа отчётливые, невысокие, небольшие или мелкие, отделены друг от друга широкими желобками. Ростральный конец дорсальной поверхности лобной кости у́же окципитального более чем в три раза. Поверхность средней и задней части этой кости вогнутая, а латеральные края приподняты. Рострально скуловые кости расположены к линии верхнечелюстного зубного ряда под углом 30°. Ростромедиально края зубных костей охватывают

меккелев желобок с образованием медиально ориентированной щели. Зубы дугообразные, иногда с небольшим отклонением их оси назад. На нижней челюсти они увеличены в середине зубного ряда. Зубная кость несла не менее 23 зубов.

Видовой состав. Типовой вид.

Khaichinguana eocaenica Alifanov, 2012

Табл. XVI, фиг. 8–12

Hemishinisaurus sp.: Алифанов, 2000, с. 86, рис. 39, г–е.
Arretosauridae gen. indet.: Алифанов, 2012б, с. 73.
Khaichinguana eocaenica: Алифанов, 2012а, с. 84, табл. XV, фиг. 5–7.

Голотип – ПИН, № 3107/308, почти полная лобная кость; Монголия, Южногобийский аймак, местонахождение Хайчин-Ула II; средний эоцен, свита хайчин, пачка хайчин.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Материал. Голотип; экз. ПИН, № 3107/309–313, фрагменты верхнечелюстных костей; экз. ПИН, № 3107/324–328, фрагменты зубных костей; типовое местонахождение.

Род **Ergiliinsaurus Alifanov, 2012**

Ergiliinsaurus: Алифанов, 2012а, с. 84.

Типовой вид – Ergiliinsaurus postumus Alifanov, 2012; ранний олигоцен Восточной Гоби.

Диагноз. Реконструированная длина черепа – 50–60 мм. Скульптура костей крыши очень слабая. Дорсальный отросток верхнечелюстных костей низкий, сильно наклонён медиально. Окципитальный отросток этих костей высокий в основании и широкий дорсовентрально, слабо отогнут латерально на уровне переднего края орбит. Ростральный отросток скуловых костей соединён с верхнечелюстной костью под углом 30° к линии зубного ряда. Зубы прямые или слабо изогнуты назад, иногда могут иметь окципитальный наклон. Их средняя часть расширена, а верхушка слабо притупленная. Верхнечелюстные зубы выступают за край зубного гребня на треть своей высоты.

Видовой состав. Типовой вид.

Ergiliinsaurus postumus Alifanov, 2012

Табл. XVII, фиг. 1–4

Ergiliinsaurus postumus: Алифанов, 2012а, с. 85, табл. XVI, фиг. 1, 2.

Голотип – ПИН, № 4751/3, фрагмент левой верхнечелюстной кости; Монголия, Дорноговь аймак, местонахождение Хоер-Дзан; нижний олигоцен, свита эргилийн-дзо.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Ранний олигоцен Восточной Гоби.

Замечания. Экз. ПИН, № 4752/1 (табл. XVII, фиг. 4), представляющий собой терминальную часть окципитального отростка верхнечелюстной кости, мельче голотипа по размерам, но, скорее всего, принадлежит той же форме, судя по немного расширенным в средней части сохранившимся семи зубам и по возвышению их на треть собственной высоты над краем зубного гребня.

Материал. Голотип; экз. ПИН, № 4752/1, фрагмент правой верхнечелюстной кости с зубами; Монголия, Восточно-Гобийский аймак, местонахождение Эргилийн-Дзо; нижний олигоцен, свита эргилийн-дзо (верхняя аллювиальная пачка).

Arretosauridae gen. indet. 1

Табл. XVII, фиг. 5

Arretosauridae gen. indet.: Алифанов, 2012а, с. 85, табл. XVI, фиг. 3.

Материал. Экз. ПИН, № 3107/329; правая заглазничная кость; Южногобийский аймак, местонахождение Хайчин-Ула II; средний эоцен, свита хайчин, пачка хайч.

Замечания. Заглазничная кость массивная и относительно крупная. Чешуйчатый отросток обломан, но был широким и тонким, а медиальный отросток удлинённый и субтреугольный в сечении. Латерально кость формирует широкую фасетку для прикрепления скуловой кости. Дорсальная поверхность вогнутая. Остеодермальная скульптура на ней в виде небольших по площади, но высоких бугорков и щитков. Щитки положением тяготеют к ростральному и окципитальному краям кости. Наличие крупных краевых остеодермальных щитков характерно также для Hemishinisaurus latifrons Li, 1991 из позднего эоцена Северо-Восточного Китая, тогда как у Arretosaurus ornatus Gilmore, 1943 щитки на костях крыши черепа незакономерно различны по форме и размерам.

Arretosauridae gen. indet. 2

Табл. XVII, фиг. 6, 7

Arretosauridae gen. indet.: Алифанов, 2012а, с. 85, табл. XVI, фиг. 4.

Материал. Экз. ПИН, № 3107/330; фрагмент окципитального отростка правой верхнечелюстной кости; Монголия, Южногобийский аймак, местонахождение Хайчин-Ула II; средний эоцен, свита хайчин, пачка хайч.

Замечания. Переход между лабиальным и дорсальным флангами этой части кости резкий. Межзубные гребни отчётливо развиты. Зубы прямые и невысокие, расположены друг от друга на удалении, слабо выходят за кромку зубного гребня. Точно установить принадлежность к роду и виду по представленному в коллекции фрагменту затруднительно. Образец выглядит выветрелым с поверхности. Он, как и экз. ПИН, № 3107/329, принадлежит крупному экземпляру.

Arretosauridae gen. indet. 3

Рис. 81, *а*

Platynota fam. indet.: Gao, Dashzeveg, 1999; p. 334, фиг. 6, E, F.
Arretosauridae fam. indet: Алифанов, 2012а, с. 85.

Материал. Экз. PSS, № 41/114, фрагмент правой верхнечелюстной кости с двумя зубами; Монголия, Восточно-Гобийский аймак местонахождение Мерген; палеоген, средний эоцен, свита не опроеделена.

Рис. 81. Фрагменты челюстной кости Arretosauridae gen. indet.: *а* – левая верхнечелюстная кость лабиально; экз. PSS, № 41/113; местонахождение Мерген, Восточно-Гобийский аймак, Монголия; свита не определена, средний эоцен, палеоген: *б* – правая зубная кость дингвально; экз. NHMW, № 2007z0054/0001 (по: Böhme, 2007, text-фиг. 1, фиг. 2a, d); Монголия, Баянхонгорский аймак, Долина Озёр, местонахождение Тацин-Гол; палеоген, нижний олигоцен, свита не указана.

Замечания. Зубные коронки заострены и загнуты медиально, что привело к определению этого образца к платинотам. Однако он принадлежит представителю семейства Arretosauridae, что установлено по субплевродонтному прикреплению зубов и небольшому расширению в нижней половине. Такое строение зубов характерно для представителей последнего семейства из других местонахождений.

Arretosauridae gen. indet. 4

Рис. 81, б

Squamata indet: Böhme, 2007, p. 45, фиг. 1/2.
Lacertilia fam. indet.: Алифанов, 2012б, с. 130.

Материал. Экз. NHMW, № 2007z0054/0001, правая зубная кость с зубами; Монголия, Баянхонгорский аймак, Долина Озёр, местонахождение Тацин-Гол; палеоген, нижний олигоцен; свита не указана.

Замечания. В числе находок ящериц из различных кайнозойских местонахождений Долины Озёр (Böhme, 2007) указанный образец единственный, для которого приведён номер и изображение. Он, несомненно, принадлежит представителю Lacertilia, судя по высоким субплевродонтным зубам с заострённой и загнутой назад верхушкой (в первоописании образец отнесёт к скваматам без определения инфраотряда). Поскольку задний

край представленной зубной кости обломан, идентификация образца затруднительна. Однако в связи с описанием новых данных по Arretosauridae (Алифанов, 2012а) стала очевидной принадлежность этого материала представителю именно этого семейства. Возможно, находка из Тацин-Гола принадлежит особому роду и виду, судя по небольшому числу зубов – не более восьми. У других известных представителей семейства их число всегда заметно больше.

Надсемейство Corytophanoidea Fitzinger, 1843

Диагноз. Заднелобные кости обычно полностью редуцированы. Медиально края зубной кости срастаются (полная тубулярность). Меккелев канал сросшийся. Лабиальный отросток венечных костей отсутствует или направлен вентрально, иногда слабо перекрывая зубную кость.

Состав. Семейства: Polrussiidae Alifanov 2018; поздний мел Центральной Азии; Corytophanidae Fitzinger, 1843; Tropiduridae Bell, 1843; современность Центральной и Южной Америки; Polychrotidae Fitzinger, 1843; миоцен–современность Южной Америки, современность Мадагаскара, палеоген Европы, палеоген–современность Северной Америки.

Семейство Polrussiidae Alifanov, 2018 (in press).

Типовой род – Polrussia Borsuk-Bialynicka et Alifanov, 1991; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Лабиальный отросток венечных костей выражен. Он минитатюрный, на наружную поверхность зубной кости не налегает. Короноидный отросток высокий. Супрангулярный отросток зубной кости короткий, уровня переднего супраангулярного отростка не достигает. Ангулярный отросток зубных костей развит. Он немного длиннее супраангулярного.

Состав. Кроме типового, род Xihaina Gao et Hou, 1995; поздний мел Северо-Восточного Китая.

Замечание. Семейство Polrussiidae Alifanov 2018 (in press), известное по находкам из верхнемеловых отложений Монголии и Китая, представляется наиболее архаичным в надсемействе по строению зубной кости (укороченный тип) и зубам. Последние необычны для игуаноморф, поскольку не имеют характерной для большинства представителей этой группы трёхвершинности.

Род **Polrussia Borsuk-Bialynicka et Alifanov, 1991**

Polrussia: Borsuk-Białynicka, Alifanov, 1991, p. 337; Алифанов, 2012б, с. 73.

Типовой вид – Polrussia mongoliensis Borsuk-Bialynicka et Alifanov, 1991; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Уплощённый череп длиной около 10 мм. Предглазничная часть черепа короткая. Орбиты крупные. Носовые кости небольшие. Лобная кость очень узкая рострально. Теменная кость широкая и слабо заужена в средней части. Инфраорбитальные окна обширные. Нёбные кости небольшие. Ангулярный и супраангулярный отростки этих же костей выражены, короткие и разделены широкой вырезкой. Рострально пластинчатые кости доходят до уровня середины задней четверти зубного ряда. Зубы конические. На зубных костях по 18 зубов.

Видовой состав. Типовой вид.

Polrussia mongoliensis Borsuk-Bialynicka et Alifanov, 1991

Рис. 82

Polrussia mongoliensis: Borsuk-Białynicka, Alifanov, 1991, p. 337, fig. 3, c, 4, c, 5, 6; Alifanov, 2000, p. 369, fig. 18.1; Алифанов, 2000, с. 77, рис. 33, в–д; Алифанов, 2012б, с. 73, рис. 31.

Голотип – ZPAL, № MgR-I/119; череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. История изучения Polrussia mongoliensis Borsuk-Bialynicka et Alifanov, 1991 во многом совпадает с историей изучения Igua minuta Borsuk-Bialynicka et Alifanov, 1991.

Материал. Голотип.

Рис. 82. Реконструкция черепа и нижней челюсти Polrussia mongoliensis Borsuk-Bialynicka et Alifanov, 1991, Polrussiidae (по голотипу ZPAL, № MgR-I/119; Borsuk-Bialynicka, Alifanov, 1991, фиг. 4, b, 5): *а* – череп сверху, *б* – левая часть нёбной поверхности вентрально, *в* – фрагмент центральной части нижней челюсти, *г* – правая ветвь нижней челюсти лингвально (Алифанов, 2000, рис. 33, в–д; Alifanov, 2000, фиг. 18.1, a, b, d; Алифанов, 2012б, рис. 31); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

ИНФРАОТРЯД CHAMAELEOMORPHA FÜRBRINGER, 1900

Диагноз. Супраангулярный отросток зубных костей сформирован и расположен дорсальнее переднего супраангулярного отверстия. Короноидный отросток зубных костей отсутствует. Развита тенденция к формированию лабиального отростка венечных костей. Остеодермальная скульптура на костях крыши черепа обычно выражена, имеет гранулярный или мелкощитковый тип.

Состав. Микроотряды: Macrocephalosauria Alifanov, 2000; поздний мел Северной Америки, Европы и Азии; Priscagamia Alifanov, 2012; поздний мел Азии, поздний мел – современность Южной Америки; поздний эоцен Индостана; Rhiptoglossa Weigmann, 1834; миоцен Европы, миоцен–современность Африки, современность Мадагаскара и Индии.

Замечания. Инфраотряд Chamaeleomorpha – один из самых крупных среди ящериц, несмотря на его представленность в современности одним семейством – Chamaeleonidae. В составе инфраотряда нами установлено три микроотряда: Macrocephalosauria, Priscagamia и Rhiptoglossa. Первый отличается платинотопалатинарностью, а остальные диплоглоссопалатинарностью. Ископаемые Macrocephalosauria и Priscagamia выделены на основе оценки разнообразия строения нижней челюсти, нёба и зубной системы. Анализ показывает, что обе группы представляют собой самостоятельные стволы хамелеоморфных ящериц, несмотря на то, что одна из них (Macrocephalosauria) напоминает по деталям строения зубной системы макротейид и игуаноморф, а другая (Priscagamia) – кайнозойских Pachyglossa (агамиды и их родственники).

МИКРООТРЯД MACROCEPHALOSAURIA ALIFANOV, 2000

Диагноз. Алярный отросток переднеушных костей выражен, обычно небольшой и ориентирован рострально. Лобные кости парные. Заднелобные кости формируют седловидную сочленовную поверхность для контакта с вертикально раздвоенным медиальным отростком заглазничных костей. Тип нёба платинотопалатинарный. Пластинчатые кости всегда крупные. Зубы обычно субплевродонтные, игуанидные по типу замены. Остеодермальная скульптура выражена мозаично.

Состав. Надсемейства: Mongolochamopoidea Alifanov, 1993; поздний мел Азии, Северной Америки и Европы; Gilmoreteioidea Langer, 1998; поздний мел Азии.

Замечания. Таксон Macrocephalosauria типичен для позднего мела всех северных континентов. А. Сулимский (Sulimski, 1975) рассматривал его представителей в составе семейства Macrocephalosauridae (Gilmoreteiidae) и инфраотряда Scincomorpha. На основании нескольких малосущественных сходств Р. Эстес (Estes, 1983a) заключил их в ископаемое подсемейство Polyglyphanodontinae семейства Teiidae.

Позднее возникла идея связи макроцефалозавров (Macrocephalosauridae sensu Sulimski, 1975), рассматриваемых как часть лацертоидных сцинкоморф, и Sineoamphisbaena hexatabularis Wu et al., 1993 из джадохтских отложений Внутренней Монголии (Китай) вместе с классификацией последней формы в составе амфисбен (Wu et al., 1993, 1996). Идея родства макроцефалозавров и амфисбен вызвала возражения (Gao, Hou, 1996; Gao, 1997), вслед за чем последовало предложение связи синеоамфисбены не с амфисбенами, а с Macrocephalosauridae sensu Sulimski, 1975 (Kearney, 2003). Мы полагаем, что синеоамфисбена является представителем амфисбен, и может быть классифицирована в семействе Sineoamphisbaenidae ифраотряда Paraamphisbaenia (Alifanov, Tatarinov, 1991; Алифанов, 2000). В данном обзоре эта форма не рассматривается.

При обсуждении макроцефалозавров одни авторы (Gao, Norell, 2000) ссылаются на неопределённость их родственных связей внутри сцинкоморф и придерживаются концепции Polyglyphanodontinae Р. Эстеса (Estes, 1983a), а другие возводят последних в ранг семейства в качестве сестринской группы Teiidae в рамках таксона Macroteiida, входящего последовательно в состав Teioidea, Lacertiformes и Lacertoidea (Conrad, 2008) или в составе Polygyphanodontia, представленными базальным таксоном, но более продвинутыми, чем Iguania (Gauthier et al., 2012).

Нами Macrocephalosauridae (sensu Sulimski, 1975) сначала были разделены на подсемейства Macrocephalosaurinae и Mongolochamopinae (Алифанов, 1993a), а позднее (Алифанов, 2000) рассмотрены в виде надсемейства в составе инфраотряда Macrocephalosauria. В настоящее время известно о форме с промежуточными характеристиками двух надсемейств (см. Pyramicephalosauridae gen. non descr.). Филогенетически макроцефалозавры – хамелеоморфные игуании (рис. 30, 39).

Яркая специфика ископаемой группы состоит в строении передней части височных дуг, где заднелобные кости раздвоены латерально для крестообразного контакта также с двойным медиальным отростком заднелобных костей. Это строение необычно для современных игуаний, хотя сходный тип в настоящее время открыт у игуаноморф ископаемого семейства Temujiniidae. С игуаниями макроцефалозавров сближает субтреугольное строение ретроартикулярных отростков, тенденция к расположению теменного отверстия на лобно-теменном шве, крупный медиальный отросток и неразвитый вентральный отросток чешуйчатых костей. Сходство с “акродонтными” игуаниями можно подчеркнуть положением супраангулярного отростка зубных костей дорсальнее переднего супраангулярного отверстия, а с современными хамелеоморфами – отсутствием короноидного отростка зубных костей и развитием скульптуры на костях крыши черепа.

Надсемейство Mongolochamopoidea Alifanov, 1993

Диагноз. Теменной отросток заднелобных костей развит. Лобные и верхнечелюстные кости всегда в контакте. Теменное отверстие обычно расположено в поле теменной кости. Нижнечелюстной фланг нёбных стержней низкий. Крыловидные кости часто озублены. Ангулярный отросток зубных костей выражен и отделен от супраангулярного глубокой вырезкой. Последние отростки примерно равны по ширине оснований и, как правило, достигают уровня центра венечных костей или переднего супраангулярного отверстия. Лабиальный отросток венечных костей отсутствует или очень короткий, контакта с лабиальной поверхностью зубных костей не формирует. Зубы всегда конические и (или) симметрично трехвершинные.

Состав. Семейства: Mongolochamopidae Alifanov, 1993; поздний мел Центральной Азии, Северной Америки и Европы; Pyramicephalosauridae Alifanov, 1993; поздний мел Центральной Азии.

Замечания. Монголохамопоидных ящериц нередко классифицировали в семействе Teiidae s.str. (макротейиды), с которыми они сходны платинотопалатинарностью и субплевродонтным типом прикрепления зубов. Однако на этом сходство заканчивается. В отличие от монголохамопоидных ящериц, у макротейид выражены асимметрично расположенные дополнительные вершинки зубов, непарность лобных костей, длинный лабиальный отросток венечных костей, который налегает на лабиальную поверхность зубной кости. Важно также, что у макротейид медиальный отросток заглазничных костей расположен позади заднелобных костей, тогда как у представителей Mongolochamopoidea, как и у Gilmoreteioidea, заглазничные и заднелобные кости раздвоены в области их контакта для крестообразного соединения друг с другом. Сходство гилмортейоидных и монголохамопоидных ящериц очевидно и по положению супраангулярного отростка зубных костей, который обычно продвинут окципитально выше переднего супраангулярного отверстия (есть не у всех монголохамопоидей). У макротейид этот отросток короткий и не пересекает уровня переднего супраангулярного отверстия. Таким образом, сходство макротейид и монголохамопоидей имеет только внешний характер, о чём нами не раз сообщалось (Алифанов, 1993а, 2000, 2012б).

Семейство Mongolochamopidae Alifanov, 1993

Типовой род – Mongolochamops Alifanov, 1988; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Основания зубов прямые или, чаще, расширены. Верхушка зубов коническая или имеет зачаточные дополнительные вершинки – плечи, которые обычно отделены от центральной лингвальными желобками (фасетками) и расположены симметрично.

Состав. Кроме типового, роды: Altanteius Alifanov, 1993; Barungoia Alifanov, 1993; Cyclurasia Alifanov, 2000; Conicodontosaurus Gilmore, 1943; Dzhadochtosaurus Alifanov, 1993; Gobinatus Alifanov, 1993; Gurvansaurus Alifanov, 1993; Parameiva Alifanov, 1993; Prodenteia Alifanov, 1993; поздний мел Южной Монголии; Buckantaus Nessov, 1985; поздний мел Узбекистана; Chilingosaurus Young, 1961; поздний мел Китая; Pelsochamops Makadi, 2013; поздний мел Европы; Ptilotodon Nydam, Cifelli, 2002; ранний–поздний мел Северной Америки; Gerontoseps Gao et Fox, 1991; Harmodontosaurus Nydam, 2002; Litakis Estes, 1964; Prototeius Denton et O'Neill, 1995; Socognathus Gao et Fox, 1991; Sphenosiagon Gao et Fox, 1991; Stypodontosaurus Gao et Fox, 1996; поздний мел Северной Америки.

Замечания. Mongolochamopidae – одно из самых крупных и проблематичных ископаемых семейств. В первоописаниях роды данного таксона указаны в составе разных семейств, например: Agamidae (Conicodontosaurus: Gilmore, 1943), Varanidae (Chilingosaurus: Young, 1961), Teiidae (Mongolochamops: Алифанов, 1988; Buckantaus: Несов, 1985; Gerontoseps, Socognathus, Sphenosiagon, Stypodontosaurus: Gao, Fox, 1991, 1996; Harmodontosaurus: Nydam, 2002; Prototeius: Denton, O'Neill, 1995) и Macrocephalosauridae sensu Sulimski, 1975 (Altanteius, Barungoia, Dzhadochtosaurus, Gobinatus, Gurvansaurus, Parameiva, Prodenteia: Алифанов, 1993а), Mongolochamopidae (Alifanov, 2000; Алифанов, 2000), Eolacertilia fam. indet. (Litakis: Estes, 1983а).

Филогенетические связи родов внутри Mongolochamopidae пока не совсем ясны (рис. 83). Среди представителей группы есть формы с мелкими и многочисленными, крупными и редкими зубами; характерны тенденции к сокращению числа зубов, увеличению их высоты, расширению оснований и повороту верхушек вовнутрь от оси нижней челюсти. Древнейшие находки происходят из апт–альба (скорее всего, верхнего альба или альб–сеномана) Оклахомы (Ptilotodon Nydam et Cifelli, 2002) и альб–сеномана Юты (Harmodontosaurus Nydam, 2002) в США. Внимания заслуживает недавнее открытие монголохамопид (определение автора) в сантоне Венгрии (Pelsochamops Makadi, 2013), откуда также указаны и другие группы ящериц и динозавров, лучше известные по находкам в Азии и Северной Америке. Вероятно, наиболее архаичной формой семйества является Prodenteia Alifanov, 1993 из позднего мела Южной Монголии.

Род **Mongolochamops Alifanov, 1988**

Mongolochamops: Алифанов, 1988, с. 92; 2000, с. 33; Алифанов, 2012б, с. 78.

Типовой вид – Mongolochamops reshetovi Alifanov, 1988; поздний мел Южной Монголии.

Рис. 83. Филогенетические связи семейств и родов Macrocephalosauria.

Диагноз. Череп длиной примерно 25 мм. Предглазничная часть черепа вытянутая. Глазницы сравнительно крупные. Скуловые кости тонкие. Инфраорбитальные отверстия имеют вид вытянутого продольно овала. Ростральный отросток крыловидных костей контактирует с сошниками. Птеригоидный отросток наружнокрыловидных костей массивный. Передний конец пластинчатых костей пересекает уровень середины зубного ряда, а окципитальная часть немного не достигает уровня переднего края аддукторных ям. Угловые кости узкие окципитально. Зубы относительно крупные, постепенно увеличиваются назад по высоте и ширине оснований. Плечи центральной вершинки широкие. Они отклонены от линии зубного ряда на небольшой угол. На верхнечелюстных костях по 16, а на зубных костях по 17–18 зубов.

Видовой состав. Типовой вид.

Mongolochamops reshetovi Alifanov, 1988

Рис. 84

Mongolochamops reshetovi: Алифанов, 1988, с. 92, рис. 1; 2000, с. 33, рис. 7; Alifanov, 2000, p. 374; Алифанов, 2012б, с. 78, рис. 34.

Голотип – ПИН, № 3142/304, фрагментарный череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Материал. Голотип; экз. ПИН, № 3142/305, фрагмент зубной кости с зубами; типовое местонахождение.

Рис. 84. Череп и нижняя челюсть Mongolochamops reshetovi Alifanov, 1988, Mongolochamopidae; голотип ПИН, № 3142/304 (Алифанов, 1988, рис.1; 2000, рис. 7; Алифанов, 2012б, рис. 34): *а–в* – череп сверху (*а*), снизу (*б*) и сбоку (*в*), *г, д* – правая ветвь нижней челюсти лабиально (*г*) и лингвально (*д*); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Род **Altanteius Alifanov, 1993**

Altanteius: Алифанов, 1993а, с. 61; 2000, с. 34; Alifanov, 2000, p. 374.

Типовой вид – Mongolochamops facilis Alifanov, 1988); поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Череп длиной не более 25 мм. Постеровентральный отросток скуловых костей отчётливо выражен. Максиллярный отросток этих же костей широкий в средней части и слабо заужен рострально. Взаимный контакт носовых костей очень короткий. Супраангулярный отросток зубных костей значительно короче ангулярного. Переднее супраангулярное отверстие сформировано у заднего края дорсального отростка венечных ко-

стей. Ростральный конец пластинчатых костей расположен на уровне передней трети зубного ряда, а окципитальный почти достигает уровня переднего края аддукторных ям. Зубы в основании слабо расширены. На нижней челюсти они немного изогнуты. Несколько передних максиллярных зубов увеличены в размерах клыкообразно. Плечи центральной вершинки регулярно развёрнуты на небольшой угол по отношению к линии зубного края челюстных костей. Самые крупные зубы на верхних и нижних челюстях расположены в средней части зубного ряда. На каждой верхнечелюстной кости по 22, а на зубной кости – по 24 зуба.

Видовой состав. Типовой вид.

Altanteius facilis (Alifanov, 1988)

Рис. 85

Mongolochamops facilis: Алифанов, 1988, с. 95, рис. 2.

Altanteius facilis: Алифанов, 1993а, с. 61; 2000, с. 34, рис. 8; Alifanov, 2000, p. 374; Алифанов, 2012б, с. 78, рис. 35.

Голотип – ПИН, № 3142/306, предорбитальный фрагмент черепа и повреждённая нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Материал. Голотип.

Род **Barungoia Alifanov, 1993**

Barungoia: Алифанов, 1993а, с. 62; 2000, с. 34; Алифанов, 2012б, с. 79.

Типовой вид – Barungoia vasta Alifanov, 1993; поздний мел Южной Монголии.

Рис. 85. Череп и нижняя челюсть Altanteius facilis Alifanov, 1988, Mongolochamopidae; голотип ПИН, № 3142/306 (Алифанов, 1988, рис. 2; 2000, рис. 8; Алифанов, 2012б, рис. 35): *а* – фрагмент черепа сбоку, *б*, *в* – правая ветвь нижней челюсти лабиально (*б*) и лингвально (*в*); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Рис. 86. Череп и нижняя челюсть Barungoia vasta Alifanov, 1993, Mongolochamopidae; голотип ПИН, № 4487/2 (Алифанов, 1993а, рис. 1, 6, а, ж; 2000, рис. 9, 10, а, ж; Alifanov, 2000, фиг. 18.5; Алифанов, 2012б, рис. 36): *а–в* – череп сверху (*а*), снизу (*б*) и сбоку (*в*), *г, д* – левая ветвь нижней челюсти лабиально (*г*) и лингвально (*д*); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Диагноз. Длина черепа немногим более 25 мм. Предглазничная часть низкая. Орбиты крупные. Инфраорбитальные окна округлые. Лобные кости со следами скульптуры. Теменная кость широкая. Её анторбитальные отростки слабо выражены, а окципитальные расходятся под углом, близким к 90°. Слёзные кости миниатюрные. Нёбные кости короткие. Птеригоидный отросток наружнокрыловидных костей узкий. Контакт крыловидных костей и сошников утрачен. Алярный отросток переднеушных костей небольшой, ориентирован рострально. Базиптеригоидные отростки массивные. Окципитально пластинчатые кости достигают уровня центра венечных костей; рострально они пересекают уровень передней четверти зубного ряда. Супрангулярный отросток зубных костей немного крупнее ангулярного. Немногочисленные зубы резко увеличиваются в окципитальном направлении. Основание наиболее высоких задних зубов сильно расширено. Плечи верхушек зубов широкие и округлые. На верхнечелюстных костях по 12, а на зубной – по 14 зубов.

Видовой состав. Типовой вид.

Barungoia vasta Alifanov, 1993

Рис. 86; табл. XVIII, фиг. 1–4

Barungoia vasta: Алифанов, 1993а, с. 62, рис. 1, 6, а, ж; 2000, с. 35, рис. 9, 10, а, ж; Alifanov, 2000, p. 375, fig. 18.5; Алифанов, 2012б, с. 80, рис. 36.

Голотип – ПИН, № 4487/2, череп и нижние челюсти; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Материал. Голотип.

Род **Buckantaus Nessov, 1985**

Buckantaus: Несов, 1985, с. 207; Алифанов, 2012б, с. 80.

Типовой вид – Buckantaus crassidens Nessov, 1985; поздний мел Узбекистана.

Диагноз. Череп длиной около 15 мм. Симфизная фасетка зубной кости небольшая. Зубы высокие и широкие в основании. Плечи центральной вершины широкие и повернуты по отношению к линии зубного края на небольшой угол. На зубных костях не более 15–17 зубов.

Видовой состав. Типовой вид.

Buckantaus crassidens Nessov, 1985

Рис. 87

Buckantaus crassidens: Несов, 1985, с. 207, табл. II, фиг. 13; Алифанов, 2012б, с. 80.

Рис. 87. Зубная кость лингвально Buckantaus crassidens Nessov, 1985, Mongolochamopidae; голотип – ЦНИГР музей, № 26/12000 (по: Несов, 1985, табл. II, фиг. 13); Узбекистан, Центральные Кызылкумы, местонахождение Джаракудук; верхний мел, средний–верхний турон, биссектинская свита.

Голотип – ЦНИГР музей, № 26/12000, левая зубная кость; Узбекистан, Центральные Кызылкумы, местонахождение Джаракудук; верхний мел, средний–верхний турон, биссектинская свита.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Материал. Голотип; несколько челюстных костей (номера не указаны); типовое местонахождение.

Род **Conicodontosaurus Gilmore, 1943**

Conicodontosaurus: Gilmore, 1943, p. 364; Estes, 1983a, p. 189; Gao, Hou, 1996, p. 585; Алифанов, 2000, с. 35; Алифанов, 2012б, с. 80.

Типовой вид – Conicodontosaurus djadochtaensis Gilmore, 1943; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Череп высокий с обширными и округлыми по форме орбитами, не более 30 мм в длину. Предлобные кости небольшие. Заднелобные кости относительно крупные. Верхушки зубов притупленные. Основания большинства зубов заметно расширены.

Видовой состав. Типовой вид.

Conicodontosaurus djadochtaensis Gilmore, 1943

Рис. 88

Conicodontosaurus djadochtaensis: Gilmore, 1943, p. 364, fig. 3, 4; Estes, 1983a, p. 189, fig. 53, f; Gao, Hou, 1996, p. 585, fig. 4, a, b; Алифанов, 2000, с. 35; Alifanov, 2000, p. 375; Алифанов, 2012б, с. 81, рис. 37.

Голотип – AMNH, № 6519, часть черепа и нижние челюсти; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Баин-Дзак; верхний мел, нижний–средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская свита.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Conicodontosaurus djadochtaensis Gilmore, 1943 может быть уверенно отнесен к Macrocephalosauria по раздвоенной латерально заднелобной кости и субплевродонтным зубам, а к Mongolochamopidae – по субконическим по форме зубам. Р. Эстес (Estes, 1983a) рассматривал C. djadochtaensis в составе Lacertilia incertae sedis. Предварительно сообщалось (Gao, Hou, 1996) о находке остатков этого вида в местонахождении Баян-Мандаху в Китае (Внутренняя Монголия).

Материал. Голотип.

Род **Cyclurasia Alifanov, 2000**

Cyclurasia: Алифанов, 2000, с. 35; Алифанов, 2012б, с. 81.

Типовой вид – Cyclurasia multidentata Alifanov, 2000; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Череп длиной до 40 мм, низкий и широкий. Орбиты крупные. Скуловой отросток верхнечелюстных костей высокий. Лобные кости широкие, со слабой остеодермальной скульптурой. Теменная кость короткая, образует массивные ростролатеральные отростки. Дорсальный отросток венечных костей небольшой. Зубы мелкие со слабо расширенными основаниями. Плечи зубов выражены неотчетливо. На каждой челюстной кости более 25 зубов.

Видовой состав. Типовой вид.

Рис. 88. Череп и левая ветвь нижней челюсти латерально Conicodontosaurus djadochtaensis Gilmore, 1943, Mongolochamopidae; голотип AMNH, № 6519 (Gilmore, 1943, фиг. 3; Алифанов, 2012б, рис. 37); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Баин-Дзак; верхний мел, нижний-средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская свита.

Рис. 89. Череп и нижняя челюсть Cyclurasia multidentata Alifanov, 2000, Mongolochamopidae; голотип ПИН, № 3142/336 (Алифанов, 2000, рис. 11; Алифанов, 2012б, рис. 38): *а* – дорсально, *б* – латерально с нижней челюстью; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Cyclurasia multidentata Alifanov, 2000

Рис. 89

Cyclurasia multidentata: Алифанов, 2000, с. 37, рис. 11; Алифанов, 2012б, с. 81, рис. 38.

Голотип – ПИН, № 3142/336, череп с разрушенными предглазничной частью и нёбом, а также с фрагментами ветвей нижней челюсти; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Широкий череп, дорсальный отросток венечных костей невысокий, мелкие и многочисленные зубы у Cyclurasia multidentata Alifanov, 2000 напоминают Gilmoreteiidae. Это наиболее обособленная форма в составе семейства.

Материал. Голотип.

Род **Dzhadochtosaurus Alifanov, 199**3

Dzhadochtosaurus: Алифанов, 1993а, с. 63; 2000, с. 38; Алифанов, 2012б, с. 81.

Типовой вид – Dzhadochtosaurus giganteus Alifanov, 1993; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Череп длиной до 55 мм. Верхние височные окна очень крупные, лишь незначительно уступают по размерам орбитам. Предглазничная часть черепа вытянутая и высокая. На костях крыши черепа выражена остеодермальная скульптура. Носовые кости длинные и узкие. Окципитальные отростки теменных костей очень длинные. Инфраорбитальные окна щелевидные. Переднее супраангулярное отверстие расположено у заднего края дорсального отростка венечных костей. Ангулярный отросток зубных костей крупнее супраангулярного. Пластинчатые кости окципитально достигают уровня центра венечных костей, а рострально доходят до уровня передней трети зубного ряда. Зубы относительно

небольшие с широкими плечами центральной вершинки и заметно расширенными основаниями. Несколько передних максиллярных зубов немного увеличены в размерах, а несколько последующих уменьшены с дальнейшим окципитальным увеличением. На нижних челюстях наиболее высокие зубы расположены в средней части ряда. На верхнечелюстных костях по 20, а на зубных костях по 22 зуба.

Видовой состав. Типовой вид.

Dzhadochtosaurus giganteus Alifanov, 1993

Табл. XVIII, фиг. 5, 6

Dzhadochtosaurus giganteus: Алифанов, 1993а, с. 64, рис. 2, 6, д, к; 2000, с. 38, рис. 10, д, к; Alifanov, 2000, p. 375; Алифанов, 2012б, с. 82, табл. V, фиг. 1, 2.

Голотип – ПИН, № 3143/103, череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Тугрикийн-Ширэ; верхний мел, джадохтский горизонт, джадохтская свита.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Dzhadochtosaurus giganteus Alifanov, 1993 – наиболее крупный представитель Mongolochamopidae.

Материал. Голотип.

Род **Gobinatus Alifanov, 1993**

Gobinatus: Алифанов, 1993а, с. 65; 2000, с. 39; Алифанов, 2012б, с. 82.

Типовой вид – Gobinatus arenosus Alifanov, 1993; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Череп длиной до 35 мм. Предглазничная часть черепа заметно вытянутая. Орбиты сравнительно небольшие. Дорсальный отросток верхнечелюстных костей высокий. В средней части скуловые кости заметно расширены. Затылочные отростки теменной кости сильно опущены вниз. Задняя часть крыловидных костей расположена значительно ниже уровня зубного края верхнечелюстной кости. Сошники и крыловидные кости формируют контакт. Крыловидные отростки нёбных костей широкие в основании. Вырезка тройничного нерва переднеушных костей замкнута. Вырезка между ангулярным и супраангулярным отростками зубных костей неглубокая. Окципитально угловые кости расширены и немного раздвоены. Задний край пластинчатых костей расположен на уровне центра венечной кости, а рострально пересекает уровень передней четверти зубного ряда. Зубы в основании почти не расширены. Наиболее крупные из них расположены в средней части ряда. Плечи верхушек зубов иногда повернуты на небольшой угол к продольной оси челюсти. На верхнечелюстных костях по 19–20, а на зубных костях по 24 зуба.

Видовой состав. Типовой вид.

Gobinatus arenosus Alifanov, 1993

Рис. 90; табл. XIX, фиг. 1–5

Gobinatus arenosus: Алифанов, 1993а, с. 66, рис. 3, 6, е, л; Алифанов, 2000, с. 39, рис. 10, е, л, 12; Alifanov, 2000, p. 374; Gao, Norell, 2000, p. 55, fig. 17, 18; Алифанов, 2012б, с. 82.

Голотип – ПИН, № 3142/308, полный череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Поздний мел Южной Монголии.

Материал. Голотип; экз. ПИН, № 3142/312, № 3142/313, № 3142/325, черепа различной сохранности (местонахождение Хермин-Цав); экз. ПИН, № 4487/6, череп (Хульсан); Монголия, Южно-Гобийский аймак; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Рис. 90. Череп и нижняя челюсть Gobinatus arenosus Alifanov, 1993, Mongolochamopidae; голотип ПИН, № 3142/308 (Алифанов, 1993а, рис. 3, 6, е, л; 2000, рис. 7, 10, е, л; Алифанов, 2012б, рис. 39): *а–в* – череп сверху (*а*), то же снизу (*б*), то же сбоку (*в*), *г, д* – правая ветвь нижней челюсти лабиально (*г*) и лингвально (*д*); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Замечания. К Gobinatus arenosus Alifanov, 1993 также отнесена (Gao, Norell, 2000) серия образцов из местонахождения Ухаа-Толгод (Монголия), которая ниже рассмотрена в составе Mongolochamopidae gen. indet. 1.

Род **Gurvansaurus Alifanov, 1993**

Gurvansaurus: Алифанов, 1993а, с. 67; 2000, с. 39; Алифанов, 2012б, с. 83.

Типовой вид – Gurvansaurus potissimus Alifanov, 1993; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Максиллярный отросток скуловых костей рострально заострён. Наружнокрыловидные кости массивные. Их латероокципитальный отросток практически не выражен. Крыловидный отросток нёбных костей приближен к области контакта крыловидных и наружнокрыловидных костей. Связь крыловидных костей и сошников сохраняется. Постдентальная часть ветвей нижней челюсти сравнительно короткая. Дорсальный и ростромедиальный отростки венечных костей удлинённые. Рострально пластинчатые кости доходят до границы первой и второй трети длины зубного ряда, а окципитально – до уровня центра венечных костей. Зубы относительно высокие и заметно расширены в основании. Между зубами есть свободное пространство, уступающее ширине оснований зубов. Зубы центральной части ряда наиболее крупные. Плечи центральной вершинки зубов широкие.

Видовой состав. Кроме типового, вид Gurvansaurus canaliculatus Alifanov, 1993; поздний мел Южной Монголии.

Gurvansaurus potissimus Alifanov, 1993

Рис. 91, *а, б*

Gurvansaurus potissimus: Алифанов, 1993а, с. 67, рис. 6, г, и; 2000, с. 39, рис. 10, г, и; Alifanov, 2000, p. 375; Алифанов, 2012б, с. 83.

Голотип – ПИН, № 3143/104, череп без костей его крыши и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Тугрикийн-Ширэ; верхний мел, джадохтский горизонт, джадохтская свита.

Диагноз. Длина черепа 40 мм. Фланг субдентального гребня рострально расширен. Кпереди от пластинчатой кости нижний край зубных костей не утолщен. Высота зубной кости в средней части равна высоте двух зубов. Основания зубов погружены немного ниже верхнего края субдентального гребня. На зубных костях по 18–19 зубов.

Распространение. Типовое местонахождение.

Материал. Голотип.

Рис. 91. Gurvansaurus Alifanov, 1993, Mongolochamopidae: *а, б* – левая ветвь нижней челюсти G. potissimus Alifanov, 1993, лабиально (*а*) и лингвально (б); голотип ПИН, № 3143/104 (Алифанов, 1993а, рис. 6, з; 2000, рис. 10, и, г; Алифанов, 2012б, рис. 40); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Тугрикийн-Ширэ; верхний мел, нижний–средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская свита; *в* – правая зубная кость G. canaliculatus Alifanov, 1993 лингвально, Mongolochamopidae; голотип ПИН, № 4487/3 (Алифанов, 1993а, рис. 6, з; 2000, рис. 10, з; Алифанов, 2012б, рис. 40); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Gurvansaurus canaliculatus Alifanov, 1993

Рис. 91, *в*

Gurvansaurus canaliculatus: Алифанов, 1993а, с. 68, рис. 6, з; 2000, с. 40, рис. 10, з; Alifanov, 2000, p. 375; Алифанов, 2012б, с. 84, рис. 40.

Голотип – ПИН, № 4487/3, правая зубная кость; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Диагноз. Череп длиной до 30 мм. Субдентальный гребень узкий на всем протяжении. Нижний край зубных костей утолщён вблизи симфиза. Высота зубных костей в средней части составляет меньше двух высот зуба. Основания зубов подняты выше верхней кромки субдентального гребня. Вершинки зубов немного развернуты по отношению к краю челюстной кости. На каждой зубной кости по 16–17 зубов.

Распространение. Типовое местонахождение.

Материал. Голотип.

Род **Parameiva Alifanov, 1993**

Parameiva: Алифанов, 1993а, с. 68; 2000, с. 40; Алифанов, 2012б, с. 84.

Типовой вид – Parameiva oculea Alifanov, 1993; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Череп длиной до 25 мм. Глазницы очень крупные. Теменная кость широкая, без явно выраженных антеролатеральных отростков. Слёзные кости укрупненные. Зубы увеличиваются окципитально, основания зубов заметно расширены. Плечи центральной вершинки зубов широкие и без выраженных разделительных фасеток. Основания зубов разделены промежутками. На верхнечелюстных костях до 14 зубов.

Видовой состав. Типовой вид.

Parameiva oculea Alifanov, 1993

Рис. 92

Parameiva oculea: Алифанов, 1993а, с. 69, рис. 4, 6, б; 2000, с. 41, рис. 10, б; Alifanov, 2000, p. 374; Алифанов, 2012б, с. 84.

Голотип – ПИН, № 3142/310, фрагментарный череп и левая ветвь нижней челюсти; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Материал. Голотип; экз. ПИН, № 3142/311, череп плохой сохранности; типовое местонахождение.

Рис. 92. Череп и нижняя челюсть Parameiva oculea Alifanov, 1993, Mongolochamopidae; голотип ПИН, № 3142/310 (Алифанов, 1993а, рис. 4, 6, б; 2000, рис. 10, б; Алифанов, 2012б, рис. 41): *а*, *б* – череп сверху (*а*) и сбоку (*б*), *в* – левая ветвь нижней челюсти лабиально; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Род **Prodenteia Alifanov, 1993**

Prodenteia: Алифанов, 1993а, с. 70; 2000, с. 41; Алифанов, 2012б, с. 84, рис. 41.

Типовой вид – Prodenteia ministra Alifanov, 1993; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Череп длиной до 20 мм. Теменная кость широкая,в средней части слабо заужена;, её ростролатеральные отростки практически не выражены. Крыловидные кости несут по несколько зубов. Мозговая капсула широкая со слабо выраженными парокципитальными отростками. Супраангулярный отросток зубных костей почти равен ангулярному. Зубы мелкие, их основания незначительно расширены. Плечи центральной вершинки отсутствуют. На зубных костях предположительно по 20 зубов.

Видовой состав. Типовой вид.

Рис. 93. Череп и нижняя челюсть Prodenteia ministra Alifanov, 1993, Mongolochamopidae; голотип ПИН, № 3142/324 (Алифанов, 1993а, рис. 5, 6, в; 2000, с. 41, рис. 10, в, 13; Алифанов, 2012б, рис. 42): *а* – фрагмент черепа сверху, *б* – левая крыловидная кость вентрально, *в* – левая ветвь нижней челюсти лабиально, *г* – нижнечелюстные зубы; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Prodenteia ministra Alifanov, 1993

Рис. 93

Prodenteia ministra: Алифанов, 1993а, с. 71, рис. 5, 6, в; 2000, с. 41, рис. 10, в, 13; Alifanov, 2000, p. 374; Алифанов, 2012б, с. 85, рис. 42.

Голотип – ПИН, № 3142/324, неполный череп и фрагмент нижней челюсти; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Материал. Голотип.

Mongolochamopidae gen. indet. 1

Gobinatus arenosus: Gao, Norell, 2000, p. 55, fig. 17, 18; Алифанов, 2012б, с. 85.

Материал. Экз. IGM, № 3/126, почти полный череп, нижняя челюсть и фрагменты посткраниального скелета; экз. IGM, № 3/127, № 3/128, неполные черепа с нижней челюстью; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Ухаа-Толгод; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Замечания. В первоописании (Gao, Norell, 2000) указанные материалы отнесены к Gobinatus arenosus Alifanov, 1993. При этом представленный авторами “ревизованный” диагноз последнего вида не содержит указания на ряд признаков, приведённых в первичном диагнозе с использованием голотипа (например, на наличие резкого отгибания задней части нёбных стержней вниз, замкнутость вырезки тройничного нерва, отсутствие расширения оснований зубов, раздвоение заднего конца угловой кости, число зубов и др.), который представляет собой практически полный череп. Вместе с тем, К. Гао и М. Норелл отмечают ряд новых признаков (например, слабо раздвоенный задний конец угловых костей, наличие депрессий на вентральной поверхности мозговой капсулы слабо выраженной остеодермальной скульптуры и др.). Без подробного и объективного анализа соответствия экз. IGM, № 3/126–№ 3/128 голотипу G. arenosus указанные этими авторами материалы к данному виду отнесены быть не могут. Судя по размерам, числу, строению и расположению зубов, изображенный экз. IGM, № 3/126, возможно, принадлежит Gurvansaurus canaliculatus Alifanov, 1993, описанному по зубной кости с зубами. Для более точного определения материалов, представленных в работе К. Гао и Норелла (Gao, Norell, 2000) как G. arenosus, необходимо их дополнительное препарирование и новое сравнение. Экз. IGM, № 3/126, кроме черепа, включает остатки посткраниального скелета (последний, в частности, показывает на отсутствие окон на ключицах).

Рис. 94. Череп и нижняя челюсть Pyramicephalosaurus cherminicus Alifanov, 1988, Pyramicephalosauridae; голотип ПИН, № 3142/307 (Алифанов, 1988, рис. 3, а–г; 2000, рис. 14; Алифанов, 2012б, рис. 43): *а, б* – ростральная часть черепа сбоку (*а*) и сверху (*б*), *в, г* – левая ветвь нижней челюсти лабиально (*а*) и лингвально (*б*); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Mongolochamopidae gen. indet. 2

Mongolochamopidae gen. et sp. indet.: Алифанов, 2000, с. 70, рис. 30, д; Алифанов, 2012б, с. 86.

Материал. Экз. ПИН, № 4216/203, фрагмент зубной кости с зубами; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Гурилийн-Цав; верхний мел, верхний кампан, нэмэгэтинский горизонт, нэмэгэтинская свита.

Замечания. Образец не может быть определён до вида из-за фрагментарности. Он демонстрирует высокие субплевродонтные зубы со слабо расширенными основаниями и симметрично расположенными плечами центральной вершинки, как и у остальных представителей семейства. Это наиболее поздняя находка монголохамопид в Азии.

Семейство Pyramicephalosauridae Alifanov, 1993

Типовой род – Pyramicephalosaurus Alifanov, 1988; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Зубы почти полностью выступают за край челюсти. Их основания заужены, а верхушки лабиолингвально уплощены. Часть зубов имеет отчетливо трёхвершинное строение. Центральная вершинка крупнее, шире и (или) выше боковых. Боковые вершинки отделены от центральной лабиальными и лингвальными фасетками. На каждой челюстной кости не более 19–20 зубов.

Состав. Кроме типового, род Tchingisaurus Alifanov, 1993; поздний мел Южной Монголии.

Род **Pyramicephalosaurus Alifanov, 1988**

Piramicephalosaurus (lapsus calami): Алифанов, 1988, с. 97; 2000, с. 42.

Pyramicephalosaurus: Алифанов, 1993а, с. 72; Gao, Norell, 2000, p. 66; Алифанов, 2012б, с. 86.

Типовой вид – Pyramicephalosaurus cherminicus Alifanov, 1988; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Длина черепа 20 мм. Предглазничная часть черепа уплощена. Окципитальные концы носовых костей сближены. Латеральные фланги теменной кости почти не сужаются. Контакт крыловидных костей и сошников утрачен. Ангулярный отросток зубных костей крупнее супраангулярного. Угловая кость на конце не раздвоена. Почти все зубы трёхвершинные. Центральная и боковые вершинки зубов примерно равны по высоте. Боковые вершинки тонкие, примерно в два с половиной раза тоньше центральной. На верхнечелюстных костях по 15, а на зубных костях – по 17 зубов.

Видовой состав. Типовой вид.

Pyramicephalosaurus cherminicus Alifanov, 1988

Рис. 94

Piramicephalosaurus cherminicus: Алифанов, 1988, с. 98, рис. 3; 2000, с. 42, рис. 12, а–г; Alifanov, 2000, p. 374; Алифанов, 2012б, с. 86, рис. 43.
Pyramicephalosaurus cherminicus: Gao, Norell, 2000, p. 66, fig. 20.

Голотип – ПИН, № 3142/307, фрагментарный череп, ветви нижней челюсти, изолированные позвонки; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Херминцав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Поздний мел Южной Монголии.

Замечания. К. Гао и М. Норелл (Gao, Norell, 2000) отнесли экз. IGM, № 3/130 и № 3/131 из местонахождения Хульсан к Pyramicephalosaurus cherminicus Alifanov, 1988. Однако, судя по приведённому ими изображению, образцы отличаются от голотипа немного более крупными размерами, более низкими зубами и широкими основаниями боковых вершинок зубов. В своей работе авторы указывают, что у экз. IGM, № 3/130 угловая кость слабо раздвоена окципитально, хотя у голотипа этого признака установить нельзя. Не исключено, что экз. IGM, № 3/130 принадлежит другому виду. Этот образец отнесен нами к P. cherminicus Alifanov, 1988 условно. Диагноз приведён по первоописанию.

Материал. Голотип; экз. IGM, № 3/130, неполный череп; экз. IGM, № 3/131, правая верхнечелюстная кость с зубами; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Род **Tchingisaurus Alifanov, 1993**

Tchingisaurus: Алифанов, 1993а, с. 72; Алифанов, 2000, с. 42; Алифанов, 2012б, с. 87.

Типовой вид – Tchingisaurus multivagus Alifanov, 1993; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Череп широкий, длиной до 30 мм. Теменные кости заужены латерально. Ветви нижней челюсти массивные и изогнуты медиально. Ангулярный и супраангулярный отростки зубных костей равны по размерам. Задний конец угловых костей раздвоен. Почти все зубы трёхвершинные. Боковые вершинки зубов ниже центральной. На зубных костях по 19 зубов.

Видовой состав. Типовой вид.

Tchingisaurus multivagus Alifanov, 1993

Рис. 95; табл. XIX, фиг. 6–8

Tchingisaurus multivagus: Алифанов, 1993а, с. 72, рис. 7; 2000, с. 43, рис. 12, б, д, е; Alifanov, 2000, p. 374; Gao, Norell, 2000, p. 62, fig. 19; Алифанов, 2012б, с. 87, рис. 44.

Рис. 95. Левая ветвь нижней челюсти Tchingisaurus multivagus Alifanov, 1993, Pyramicephalosauridae; голотип ПИН, № 3142/309 (Алифанов, 1993а, рис. 7; 2000, рис. 14, д, е; Алифанов, 2012б, рис. 44): *а* – лабиально, *б* – лингвально; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Голотип – ПИН, № 3142/309, нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Поздний мел Южной Монголии.

Замечания. К. Гао и М. Норелл (Gao, Norell, 2000), ссылаясь на изображение голотипа, указывают на субакродонтный тип прикрепления зубов у Tchingisaurus multivagus Alifanov, 1993. Признаком субакродонтности они считают высоко поднимающиеся над краем челюсти зубы, что нередко выражено у монголохамопид из-за низкого зубного гребня и является признаком субплевродонтного типа прикрепления (см. главу I).

Материал. Голотип; экз. ПИН, № 3142/343, фрагменты посткраниального скелета и нижняя челюсть (местонахождение Хермин-Цав); экз. IGM, № 3/129, череп с нижней челюстью (Ухаа-Толгод); Монголия, Южно-Гобийский аймак; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Pyramicephalosauridae gen. non descr.

Табл. XIX, фиг. 9–11

Материал. Экз. ZPAL, № MgR-II/104, правая ветвь нижней челюсти; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Баин-Дзак; верхний мел, нижний–средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская свита.

Замечания. По строению костей нижней челюсти данная находка, которую нам для ознакомления любезно предоставила проф. М. Борсук-Бялыникая, не отличается от нижней Pyramicephalosauridae и Mongolochamopoidea в целом. По развитию предкоренного сужения зубов она близка к Pyramicephalosauridae, но отличается от всех остальных форм этого семейства строением зубов. При этом только часть зубов, которая занимает окципитальное положение, имеет трёхвершинную коронку (эти зубы также широкие и низкие, боковые вершинки зубов по размерам и высоте уступают центральной), а более ростральные зубы уплощены верхушечно и рассечены на множество (примерно, шесть–восемь) дополнительных вершинок. Передние зубы по строению напоминают зубы Gilmorteiidae и, таким образом, данная находка показывает промежуточность строения зубной системы в составе Macrocephalosauria между Mongolochamopoidea и Gilmoreteiodea.

Надсемейство Gilmoreteioidea Langer, 1998

Диагноз. Задняя часть верхних височных дуг уплощена. Чешуйчатые кости рострально обычно контактируют со скуловыми костями. Надвисочных костей нет. Крыловидные кости и сошники в контакте. Инфраорбитальные окна небольшие или отсутствуют. Нижнечелюстной фланг нёбных стержней высокий. Угловые кости смещены к вентральному краю ветвей нижней челюсти. Озубления на костях нёбного комплекса нет. Ангулярный отросток зубных костей не развит. Верхушка зубов уплощена и разделена на четыре–шесть асимметрично расположенных округлых зубчиков. Зигосфен-зигантральное сочленение позвонков развито.

Состав. Семейства: Gilmoreteiidae Langer, 1998; поздний мел Центральной Азии; Cherminsauridae Alifanov, 2000; поздний мел Южной Монголии.

Распространение. Поздний мел Центральной Азии.

Семейство Gilmoreteiidae Langer, 1998

Типовой род – Gilmoreteius Langer, 1998; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Максиллярный отросток скуловых костей массивный. Теменное отверстие расположено вблизи или на лобно-теменном шве. На уровне связи наружных крыловидных и собственно крыловидных костей на вентральной поверхности последних сформированы поперечные гребни. Венечные кости небольшие. Их лабиальный отросток ми-

ниатюрный, на внешнюю поверхность зубной кости не заходит. Челюстные зубы относительно мелкие, их основания ростроокципитально сжаты. На каждой верхнечелюстной или зубной кости не менее 20 зубов. Зубов на нижней челюсти больше, чем на верхней.

Состав. Подсемейства: Gilmoreteiinae Langer, 1998; Tuberocephalosaurinae Alifanov, 2000; поздний мел Южной Монголии; Tianysaurinae Alifanov, 2012; поздний мел Китая.

Замечания. Семейство Macrocephalosauridae выделил А. Сулимский (Sulimski, 1975) для ящериц, сходных с Macrocephalosaurus ferrugenosus Gilmore, 1943 из местонахождения Баин-Дзак в Монголии. Однако название рода для последнего вида оказалась преоккупировано (оно использовано для ринхозавра из триаса Бразилии), что стало поводом заменить его на Gilmoreteius и Gilmoreteiidae соответственно (Langer, 1998).

Новые находки из сборов ССМПЭ/СРМПЭ продемонстрировали полиморфизм этой группы по большому спектру морфологических признаков и позволили расширить список таксонов в его составе. Нами по строению и положению носовых костей группа разделена на два подсемейства: Gilmoreteiinae и Tuberocephalosaurinae. С точки зрения классификации Gilmoreteiidae, интерес представляет также Tianyusaurus zhengi Lu et al., 2008 (Lü et al., 2008; Mo et al., 2010) из позднего мела Китая, первоначально представленного в литературе в качестве ящерицы с полными нижними височными дугами при исходном отсутствии квадратно-скуловых костей у T. zhengi (за дугу, очевидно, принят фоссилизованный мощный квадратно-скуловой апоневроз, который обычно у ящериц связывает задний край скуловой кости и латеровентральный край квадратной кости; см. главу I). Многие другие признаки (например, наличие клыкоообразных зубов и мелких заклыковых зубов с зауженным основанием и разделённой на несколько зубчиков уплощённой вершиной, а также уплощённые дорсовентрально кости верхних височных дуг, наличие теменного отверстия на лобно-теменном шве, небольшие венечные кости и др.) не оставляют сомнений в том, что данная форма принадлежит гилмортейидам.

Судя по вырезке между носовыми костями, отсутствию протяжённого контакта между предлобными и носовыми костями, наличию инфраорбитальных окон, а также по низким нижнечелюстным ветвям с необычным латеральным гребнем, Tianyusaurus zhengi Lü et al., 2008 может представлять собой архаическую линию гилмортейид (у этой формы как и у Cherminotidae сохраняется связь лобных и верхнечелюстных костей, что, по нашим собственным наблюдениям, является архаичной чертой для ящериц в целом, а уход от этой особенности свойственен многим группам ящериц внутри семейств; см. например, Parasaniwidae), которая достойна классифицикации в самостоятельном подсемействе – Tianysaurinae Alifanov, 2012 (рис. 83).

В одной из работ, посвященной Tianyusaurus zhengi Lu et al., 2008 (Mo et al., 2010), указано на связь этого вида с гилмортейидами, обладающими клыкообразными зубами. Однако с нашей точки зрения (Алифанов, 2000), такие зубы возникали у представителей семейства неоднократно. Действительное значение для классификации имеет распределение признаков костей крыши черепа.

Поперечный гребень на крыловидных костях у гилмортейид допускает возможность запирания глотки основанием языка. Подобного рода клапан может быть эффективен, например, при сборе корма в воде (Алифанов, 2000).

Подсемейство **Gilmoreteiinae Langer, 1998**

Типовой род – Gilmoreteius Langer, 1998; поздний мел Центральной Монголии.

Диагноз. Задний край парных носовых костей по форме U-образный. Связь предлобных и носовых костей выражена и протяжённая. Ветви нижней челюсти массивные. Серия передних конических зубов короткая – не более трех.

Состав. Кроме типового, роды Aprisaurus Alifanov, 2000; Darchansaurus Sulimski, 1975; Macrocephaleon Alifanov, 2000; поздний мел Южной Монголии.

Замечания. В подсемействе Gilmoreteus Langer, 1998 и Aprisaurus Alifanov, 2000 могут быть сближены друг с другом по наличию клыкообразных зубов и суборбитальных окон, а Darchansaurus Sulimski, 1975 и Macrocephaleon Alifanov, 2000 (рис. 83) – по утрате остеодермальной скульптуры.

Род **Gilmoreteius Langer, 1998**

Macrocephalosaurus (nom. preoccup): Tupi-Caldas, 1933, p. 339; Gilmore, 1943, p. 362; Sulimski, 1975, p. 28; Estes, 1983a, p. 83; Gao, Norell, 2000, p. 70; Алифанов, 2000, с. 20.
Gilmoreteius: Langer, 1998, p. 16; Алифанов, 2012б, с. 89.

Типовой вид – Macrocephalosaurus ferrugenosus Gilmore, 1943; поздний мел Центральной Монголии.

Диагноз. Теменное отверстие расположено только в поле теменной кости. Лобные кости немного шире теменной кости в области их контакта. Угол расхождения затылочных отростков теменной кости – 60°. Скуловой отросток верхнечелюстных костей длинный. Инфраорбитальные окна выражены. На верхнечелюстных костях клыкообразно увеличен один (задний в ростральной конической серии) зуб. Всего на этих костях по 24 зуба.

Видовой состав. Кроме типового, вид G. sulimskii (Alifanov, 2000); поздний мел Южной Монголии.

Замечания. Число зубов в диагнозе указано по голотипу Gilmoreteius sulimskii (Alifanov, 2000); для G. ferrugenosus (Gilmore, 1943) оно точно не известно.

Gilmoreteius ferrugenosus (Gilmore, 1943)

Рис. 96

Macrocephalosaurus ferrugenosus: Gilmore, 1943, p. 363, fig. 1; Sulimski, 1975, p. 30, fig. 3; Estes, 1983a, p. 83, fig. 17, b; Gao, Norell, 2000, p. 71; Алифанов, 2000, с. 20, рис. 2, а; Alifanov, 2000, p. 373.

Gilmoreteius ferrugenosus: Алифанов, 2012б, с. 90, рис. 45.

Голотип – AMNH, № 6520, фрагментаные череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Баин-Дзак; верхний мел, нижний–средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская свита.

Диагноз. Череп длиной до 12 см. Орбиты по продольному диаметру в два раза крупнее верхних височных окон. Теменной отросток заднелобных костей неотчётливый. Заднелобные и теменная кости связи не образуют.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Ч. Гилмор (Gilmore, 1943) описал Gilmoreteius ferrugenosus в составе Agamidae на основании единственного и плохо сохранившегося образца. А. Сулимский (Sulimski, 1975) опубликовал реконструкцию крыши черепа этого вида и показал связь с другими представителями семейства из отложений барунгойотской свиты. По данным К. Гао и М. Норелла (Gao, Norell, 2000), в противоположность описанию Гилмора, у голотипа имеются плевродонтные (правильнее, субплевродонтные) по прикреплению и рассечённые на дополнительные вершинки зубы. Крупные размеры черепа G. ferrugenosus свидетельствуют о большой длине тела (не менее 1,5 м).

Материал. Голотип.

Gilmoreteius sulimskii (Alifanov, 2000)

Рис. 97

Macrocephalosaurus gilmorei (partim): Sulimski, 1975, p. 31, pl. IX, pl. X, fig. 2.

Macrocephalosaurus sulimskii: Алифанов, 2000, p. 20, рис. 2, б.

Gilmoreteius sulimskii: Алифанов, 2012б, с. 90, рис. 46.

Рис. 96. Череп Gilmoreteius ferrugenosus (Gilmore, 1943), Gilmoreteiidae; голотип AMNH, № 6520): *а* – дорсально (Gilmore, 1943, фиг. 1), *б* – реконструкция задней части крыши дорсально (Алифанов, 2000, рис. 2, а; Алифанов, 2012б, рис. 45); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Баин-Дзак; верхний мел, нижний–средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская свита.

Рис. 97. Реконструкция задней части крыши черепа дорсально Gilmoreteius sulimskii (Alifanov, 2000), Gilmoreteiidae (по голотипу ZPAL, № MgR-III/17; Алифанов, 2000, рис. 2, б; Алифанов, 2012б, рис. 46); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Голотип – ZPAL, № MgR-III/17, череп с неполной нижней челюстью; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Диагноз. Длина черепа 70 мм. Теменной отросток заднелобных костей чёткий. Выражен контакт затылочных отростков чешуйчатых и теменной костей.

Распространение. Типовое местонахождение.

Материал. Голотип.

Род **Aprisaurus Alifanov, 2000**

Aprisaurus: Алифанов, 2000, с. 21; Алифанов, 2012б, с. 90.

Типовой вид – Aprisaurus bidentatus Alifanov, 2000; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Череп длиной до 55 мм. На костях крыши черепа выражена слабая остеодермальная скульптура. Предглазничная часть черепа широкая. Переход ее латеральной поверхности на дорсальную угловатый. Теменное отверстие расположено на лобно-теменном шве. Вентроокципитальный отросток скуловых костей выражен. Инфраорбитальные окна открыты. Теменного отростка заднелобных костей нет. Антеролатеральные отростки теменной кости массивные. Угол расхождения затылочных отростков этой кости достигает почти 100°. Верхнезатылочные кости широкие, формируют всю верхнюю часть большого затылочного отверстия. Из трёх конических зубов клыкообразно увеличены два последних, причём крупнейшим является средний. На верхнечелюстных костях по 20, на зубных костях по 22–23 зуба.

Видовой состав. Типовой вид.

Aprisaurus bidentatus Alifanov, 2000

Рис. 98; табл. XX, фиг. 1, 2

Aprisaurus bidentatus: Алифанов, 2000, с. 21, рис. 3; Алифанов, 2012б, с. 91.

Голотип – ПИН, № 3142/302, череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Материал. Голотип.

Род **Darchansaurus Sulimski, 1975**

Darchansaurus: Sulimski, 1975, p. 70; Estes, 1983a, p. 80; Алифанов, 2000, с. 23; Алифанов, 2012б, с.92.

Типовой вид – Darchansaurus estesi Sulimski, 1975; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Череп длиной до 56 мм. Скульптура костей крыши черепа не выражена. Теменное отверстие располагается в поле теменной кости. Скуловые кости массивные. Теменных отростков заднелобных костей нет. Заглазничные кости очень широкие, затылочных отростков теменной кости не достигают. Последние расходятся друг от друга под углом 120°. Задний край сошников достигает уровня третьей четверти зубного ряда. Ростральные отростки крыловидных костей короткие. Суборбитальных окон нет. Верхнезатылочные кости формируют отчётливый сагиттальный гребень. Ветви нижней челюсти высокие в средней части. На каждой верхнечелюстной кости до 28, а на зубной кости до 30 зубов. Клыкообразные зубы отсутствуют.

Видовой состав. Типовой вид.

Darchansaurus estesi Sulimski, 1975

Рис. 99; табл. XX, фиг. 3, 4

Darchansaurus estesi: Sulimski, 1975, p. 72, pl. XXI, XXIII; fig. 12; Estes, 1983a, p. 80, fig. 15, b, 18, g, 19, d; Alifanov, 2000, p. 373, fig. 18.4; Алифанов, 2000, с. 23, рис. 2, в; Алифанов, 2012б, с. 92, рис. 48, табл. V, фиг. 3, 4.

Голотип – ZPAL, № MgR-III/6, череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Рис. 98. Череп и нижняя челюсть Aprisaurus bidentatus Alifanov, 2000, Gilmoreteiidae; голотип ПИН, № 3142/302 (Алифанов, 2000, рис. 3; Алифанов, 2012б, рис. 47): *а*, *б* – череп дорсально (*а*) и латерально (*б*), *в*, *г* – левая ветвь нижней челюсти лабиально (*в*) и лингвально (*г*); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Рис. 99. Череп и нижняя челюсть Darchansaurus estesi Sulimski, 1975, Gilmoreteiidae; голотип ZPAL, № MgR-I/14 (по: Sulimski, 1975, текст-фиг. 12, b1, b4–b6; Алифанов, 2012б, рис. 48): *а–в* – череп дорсально (*а*), вентрально (*б*) и латерально, с левой ветвью нижней челюсти (*в*), *г* – левая ветвь нижней челюсти лингвально; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Материал. Голотип; экз. ZPAL, № MgR-III/12, фрагментарный скелет с черепом молодой особи; типовое местонахождение.

Род **Macrocephaleon Alifanov, 2000**

Macrocephaleon: Алифанов, 2000, с. 23; Алифанов, 2012б, с. 93.

Типовой вид – Macrocephalosaurus chulsanensis Sulimski, 1975; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Череп длиной до 77 мм. Скульптура костей крыши черепа выражена. Носовые отверстия по площади просвета сравнимы с верхними височными окнами. Теменное отверстие расположено на лобно-теменном шве. Затылочные отростки теменной кости расходятся под углом в 120°. Теменной отросток заднелобных костей выражен. Ростролатеральные отростки теменной кости развиты слабо. Инфраорбитальных окон нет. Передние максиллярные зубы увеличены, но не клыкообразные. На зубных костях по 27–28 зубов.

Видовой состав. Типовой вид.

Macrocephaleon chulsanensis (Sulimski, 1975)

Рис. 100, табл. XXI, фиг. 1–4

Macrocephalosaurus chulsanensis: Sulimski, 1975, p.41, pl. XI–XXII; fig. 2, 5–7, 9-11, 14, j; Estes, 1983a, p. 83, fig. 16, d, 17, c, 18, h, 19, e, g, 20, a–f; Gao, Norell, 2000, p. 70, fig 21, 22.
Macrocephaleon chulsanensis: Алифанов, 2000, с. 24, рис. 2, г; Алифанов, 2012б, с. 93, рис. 49.

Голотип – ZPAL, № MgR-I/14, почти полный скелет с черепом; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Поздний мел Южной Монголии.

Материал. Голотип; экз. ZPAL, № MgR-I/21, скелет с черепом (местонахождение Нэмэгэту); экз. ZPAL, № MgR-I/15–№ MgR-I/17, фрагменты черепов; № MgR-I/18, часть посткраниального скелета; экз. ZPAL, № MgR-I/20, повреждённый череп; экз. ZPAL, № MgR-I/22–№ MgR-I/23, фрагменты посткраниального скелета; экз. ZPAL, № MgR-I/24–№ MgR-I/28, черепа разного качества сохранности; экз. ZPAL, № MgR-I/29–№ MgR-I/31, фрагменты нижних челюстей (Хульсан); экз. ПИН, № 3142/300, № 3142/326, № 3142/327, фрагменты черепов; экз. ПИН, № 3142/331, нижняя челюсть; экз. ПИН, № 3142/337, часть черепа; экз. ПИН, № 3142/338, фрагмент нижней челюсти (Хермин-Цав); Монголия, Южно-Гобийский аймак; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Подсемейство **Tuberocephalosaurinae Alifanov, 2000**

Типовой род – Tuberocephalosaurus Alifanov, 2000; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Рыло удлинённое. Предлобные и носовые кости обычно контактируют друг с другом, разделяя лобные и верхнечелюстные кости. Носовые кости сросшиеся. Их задний край V-образный. Теменной отросток заднелобных костей развит. Связь предлобных и носовых костей протяжённая. В области контакта зубных и угловых костей ветви нижней челюсти массивные. Серия конических максиллярных зубов – не менее пяти.

Рис. 100. Скелет и череп Macrocephaleon chulsanensis (Sulimski 1975) , Gilmoreteiidae; голотип ZPAL, № MgR-I/14 (по: Sulimski, 1975, текст-фиг. 5, a1, a3–a5, текст-фиг. 6, text-фиг. 7, b3–b7; Алифанов, 2012б, рис. 49): *а–в* – череп и нижняя челюсть сверху (*а*), снизу (*б*) и сбоку (*в*), *г* – левая ветвь нижней челюсти лингвально, *д–ж* – туловищный позвонок сверху (*д*), сбоку (*е*), снизу (*ж*); Монголия, Южно-Гобийский аймак; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Состав. Кроме типового, роды: Alticephalosaurus Alifanov, 2000; Gobileon Alifanov, 2000; поздний мел Южной Монголии.

Род **Tuberocephalosaurus Alifanov, 2000**

Tuberocephalosaurus: Алифанов, 2000, с. 24; Алифанов, 2012б, с. 93.

Типовой вид – Tuberocephalosaurus pompabilis Alifanov, 2000; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Череп до 86 мм в длину. Предглазничная часть черепа составляет более трети от его длины. Носовые отверстия крупные, сопоставимы по размерам с верхними височными окнами. По продольному диаметру последние в 1.5 раза меньше орбит. Теменное отверстие расположено на лобно-теменном шве. По длине восходящий отросток предчелюстных костей равен носовым костям. Окципитально носовые кости пересекают уровень переднего края орбит, а их ширина заметно меньше длины. Слёзная кость широкая, ее продольная ось вертикализована. Вентроокципитальный отросток скуловых костей выражен. Антеролатеральные отростки теменной кости выражены нечетко, а затылочные отростки расходятся под углом 120°. Заглазничные кости окципитально достигают затылочных отростков теменной кости. Инфраорбитальных окон нет. На верхнечелюстной кости последние три зуба конической серии клыкообразные и увеличены окципитально. На каждой верхнечелюстной кости не менее 24 зубов.

Видовой состав. Типовой вид.

Tuberocephalosaurus pompabilis Alifanov, 2000

Рис. 101, табл. XXII, фиг. 1, 2

Tuberocephalosaurus pompabilis: Алифанов, 2000, с. 24, рис. 4; Алифанов, 2012б, с. 93, рис. 50.

Голотип – ПИН, № 3142/328, полный череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Материал. Голотип; экз. ПИН, № 3142/330, фрагментарный череп; экз. ПИН, № 3142/329, верхнечелюстная кость и часть зубной кости; типовое местонахождение.

Род **Alticephalosaurus Alifanov, 2000**

Alticephalosaurus: Алифанов, 2000, с. 26; Алифанов, 2012б, с. 95.

Типовой вид – Macrocephalosaurus gilmorei Sulimski, 1975); поздний мел Южной Монголии.

Рис. 101. Череп Tuberocephalosaurus pompabilis Alifanov, 2000, Gilmoreteiidae; голотип ПИН, № 3142/328 (Алифанов, 2000, рис. 4; Алифанов, 2012б, рис. 50): *а* – дорсально, *б* – левая часть нёбной поверхности вентрально, *в* – латерально (с левой ветвью нижней челюсти); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Диагноз. Череп до 80 мм в длину. Его предглазничная часть относительно короткая и составляет треть от общей длины. Носовые отверстия небольшие. Теменное отверстие расположено на теменной кости. Остеодермальная скульптура на костях височных дуг гранулярного типа. Ширина носовых костей незначительно меньше их длины. Скуловой отросток верхнечелюстных костей очень высокий. Вентроокципитальный отросток скуловых костей отчётливый. Затылочные отростки заглазничных и теменной костей разделены. На теменной кости ростролатеральные отростки небольшие. Её окципитальные отростки расходятся под углом, равным примерно 100°. Инфраорбитальные окна выражены. В серии конических максиллярных зубов клыкообразно увеличен один задний зуб. На зубных костях по 26–28 зубов.

Видовой состав. Типовой вид.

Alticephalosaurus gilmorei (Sulimski, 1975)

Рис. 102, табл. XXII, фиг. 3–5.

Macrocephalosaurus gilmorei: Sulimski, 1975, p. 30, pl. VIII, X, fig. 1, 3; fig. 4, a, b, d; Estes, 1983a, p. 85, fig. 17, a, 18, i, k; Alifanov, 2000, p. 373.

Alticephalosaurus gilmorei: Алифанов, 2000, с. 26, рис. 2, л; Алифанов, 2012б, с. 95, рис. 51.

Голотип – ZPAL, № MgR-III/18, почти полный череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Поздний мел Южной Монголии.

Материал. Голотип; экз. ZPAL, № MgR-III/7, фрагмент черепа; экз. ZPAL, № MgR-III/8, левая ветвь нижней челюсти; экз. ZPAL, № MgR-III/9, фрагмент черепа; экз. ZPAL, № MgR-III/10, сильно деформированный череп; экз. ZPAL, № MgR-III/11, сильно поврежденный череп и посткраниальный скелет; экз. ZPAL, № MgR-III/13, фрагмент правой ветви нижней челюсти; экз. ZPAL, № MgR-III/15, № MgR-III/16, фрагментарные черепа; экз. ZPAL, № MgR-III/17, череп с нижней челюстью; экз. ZPAL, № MgR-I/19, фрагмент черепа; экз. ZPAL, № MgR-III/20, № MgR-III/21, черепа; экз. ZPAL, № MgR-III/28, фрагмент левой ветви нижней челюсти; экз. ZPAL, № MgR-III/29, фрагмент правой ветви нижней челюсти (местонахождение Хермин-Цав); экз. ПИН, № 4487/4, почти полный череп с нижней челюстью; экз. IGM, № 3/134, почти полный череп (Хульсан); Монголия, Южно-Гобийский аймак; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Рис. 102. Череп и нижняя челюсть Alticephalosaurus gilmorei (Sulimski, 1975) , Gilmoreteiidae; голотип ZPAL, № MgR-III/18 (по: Sulimski, 1975, text-фиг. 4, a1, a2, a4, text-фиг. 5, e1, e2; Алифанов, 2012б, рис. 51): *а–в* – череп дорсально (*а*), вентрально (*б*) и латерально (*в*), *г, д* – левая ветвь нижней челюсти лабиально (*г*) и лингвально (*д*); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Род **Gobileon Alifanov, 2000**

Gobileon: Алифанов, 2000, с. 27; Алифанов, 2012б, с. 97.

Типовой вид – Gobileon emersoculatus Alifanov, 2000; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Череп длиной 70 мм. Инфраорбитальных окон нет. Лобные кости сросшиеся. Носовые кости не достигают уровня переднего края глазниц. Затылочные отростки теменной кости расходятся под углом 100°. Теменное отверстие расположено на лобно-теменном шве. Вентрально зубная кость угловатая. Последний верхнечелюстной зуб конической серии слабо увеличен. На каждой зубной кости по 26–27 зубов.

Видовой состав. Типовой вид.

Gobileon emersoculatus Alifanov, 2000

Рис. 103

Gobileon emersoculatus: Алифанов, 2000, с. 27, рис. 2, е; Алифанов, 2012б, с. 97, рис. 52.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Поздний мел Южной Монголии.

Материал. Кроме, голотипа, экз. ПИН, № 3142/332–№ 3142/335, фрагменты черепов и правая ветвь нижней челюсти; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Голотип – ZPAL, № MgR-I/21, череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Tuberocephalosaurinae gen. indet.

Macrocephalosaurus sp.: Gao, Norell, 2000, p. 70, fig. 21; Алифанов, 2012б, с. 97.

Материал. Экз. IGM, № 3/132, скелет с фрагментарным черепом; IGM, № 3/133, позвонки; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Ухаа-Толгод; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Рис. 103. Реконструкция черепа Gobileon emersoculatus Alifanov, 2000, Gilmoreteiidae (по голотипу ZPAL, № MgR-I/21; Sulimski, 1975, text-фиг. 5, B; Алифанов, 2012б, рис. 52) дорсально; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Замечания. Судя по большому числу зубов конической серии на верхнечелюстной кости (оно достигает пяти) и увеличению их высоты в окципитальном направлении, экз. IGM, № 3/132 принадлежит к Tuberocephalosaurinae, возможно, Tuberocephalosaurus Alifanov, 2000. Фрагментарность образца требует подтверждения такого определения.Для исключительно продуктивного местонахождения Ухаа-Толгод, где обнаружено до 1000 находок ящериц (Gao, Norell, 2000), отмечается редкость в сборах находок гилмортейиид, что контрастирует с другими местонахождениями барунгойотского возраста.

Семейство Cherminsauridae Alifanov, 2000

Типовой род – Cherminsaurus Sulimski, 1975; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Остеодермальная скульптура костей крыши черепа слабая или отсутствует. Теменное отверстие всегда располагается позади лобно-теменного шва. Контакт лобных и верхнечелюстных костей короткий. Дорсальный отросток венечных костей крупный. Их лабиальный отросток широкий и налегает на латеральную поверхность зубной кости. Основания зубов округлые. Уплощённые верхушки зубов развёрнуты под углом к линии зубного края. Число дополнительных вершинок на зубах 5–6. Число зубов на каждой верхнечелюстной и зубной кости равное и не превышает 19.

Состав. Подсемейства: Cherminsaurinae Alifanov, 2000; Erdenetesaurinae Alifanov, 2000; поздний мел Южной Монголии.

Замечания. До выделения нами семейства Cherminsauridae А. Сулимский (Sulimski, 1975) объединял его роды Cherminsaurus Sulimski, 1975 и Erdenetesaurus Sulimski, 1975 с Polyglyphanodon Gilmore, 1940 из позднего мела Северной Америки в составе семейства Polyglyphanodontidae по поперечному расширению верхушек зубов. Однако у североамериканской формы данный признак выражен не только верхушечно, но и затрагивает основание зубов, свидетельствуя, скорее, о сходных параллельных преобразованиях зубной системы. На это указывают многочисленные краниологические отличия у представителей двух групп и явное сходство Cherminsaurus Sulimski, 1975 и Erdenetesaurus Sulimski, 1975 с Gilmoreteiidae, в частности, по строению передней части височных дуг, по наличию лопаткообразных зубов и развитию дополнительных вершинок округлой формы.

Среди современных форм поперечное расширение зубов выявляется также у Teius и Dicrodon (Teiidae, Teiinae). В последнем случае обсуждаемая особенность формируется путём смещения передней дополнительной вершинки зуба на медиальную сторону (угол такого смещения увеличивается спереди назад). Данный факт указывает на возможность неоднократного параллельного становления элементов поперечного расширения зубов у разных форм и групп ящериц (см. главу I).

Подсемейство Cherminsaurinae Alifanov, 2000

Типовой род – Cherminsaurus Sulimski, 1975; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Зубы увеличиваются в размерах окципитально. Уплощённая верхушка наиболее крупных зубов повернута под углом по отношению к краю челюстных костей. В основании верхушек образуются лингвальные “пятки”. Многовершинный край зубов выпрямлен. Крупнейшими являются пятая или шестая вершинки зуба.

Состав. Кроме типового, род Campedosaurus Alifanov, 2000; поздний мел Южной Монголии.

Род **Cherminsaurus Sulimski, 1975**

Cherminsaurus: Sulimski, 1975, p. 81; Estes, 1983a, p. 79; Алифанов, 2000, с. 28; Алифанов, 2012б, с. 98.

Типовой вид – Cherminsaurus kozlowskii, 1975; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Череп длиной до 65 мм. Ширина переднего края и осевая длина теменной кости примерно равны. Ростролатеральные отростки последней кости развиты нечетко. Задний край носовых костей имеет U-образную форму. Угол расхождения затылочных отростков теменной кости составляет почти 60°. Окципитально пластинчатые кости достигают уровня центра венечной кости. Наиболее крупные зубы повернуты к оси челюсти под углом 40-45°. При смыкании челюстей задние верхнечелюстные зубы входят в промежутки противостоящих им нижнечелюстных зубов.

Видовой состав. Кроме типового, вид Ch. tereschenkoi Alifanov, 2000; поздний мел Южной Монголии.

Cherminsaurus kozlowskii Sulimski, 1975

Рис. 104; табл. XXIII, фиг. 1–3

Cherminsaurus kozlowskii: Sulimski, 1975, p. 81, pl. XXV–XXVII; fig. 13, a, 14, a; Estes, 1983a, p. 79, fig. 15, a, 18, f, o, 19, b; Gao, Norell, 2000, p. 73, fig. 23 c, d; Алифанов, 2000, с. 28, рис. 5, д; Alifanov, 2000, p. 373; Алифанов, 2012б, с. 99, рис. 53.

Голотип – ZPAL, № MgR-III/24, череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Диагноз. Восходящий отросток предчелюстной кости узкий. Переход наружной поверхности скуловых костей в постеровентральную угловатый. Зона контакта предчелюстной и верхнечелюстных костей узкая. Фланг предлобных костей выражен. Медиальный край субдентального гребня окципитально заужен. На челюстных костях по 18–19 зубов.

Распространение. Типовое местонахождение.

Рис. 104. Реконструкция черепа Cherminsaurus kozlowskii Sulimski, 1975, Cherminsauridae (Алифанов, 2000, рис. 5, д; Алифанов, 2012б, рис. 53): *а* – вид сбоку с левой ветвью нижней челюсти (по экз. ПИН, № 3142/303), *б* – нёбная поверхность снизу (по голотипу ZPAL, № MgR-III/24; Sulimski, 1975, фиг. 13, а3); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Замечания. Позвонки Cherminsaurus kozlowskii Sulimski, 1975, известные у экз. ПИН, № 3142/342, указывают на их существенное сходство с позвонками гилмортейид. В отличие от Gobileon chulsanensis (Sulimski, 1975), у Ch. kozlowskii выявляется большой угол наклона синапофизов переднешейных позвонков, а также широкая и гладкая вентральная поверхность тела переднетуловищных позвонков.

Материал. Голотип; экз. IGM, № 3/136, фрагментарный череп и нижняя челюсть; № 3/137, часть черепа; экз. ПИН, № 3142/303, череп и левая ветвь нижней челюсти; № 3142/342, кости теменного блока черепа, зубная кость, шейные и переднегрудные позвонки; типовое местонахождение.

Cherminsaurus tereschenkoi Alifanov, 2000

Рис. 105; табл. XXIII, фиг. 4–7

Cherminsaurus tereschenkoi: Алифанов, 2000, с. 28, рис. 5, а–г; Алифанов, 2012б, с. 99, рис. 54.

Голотип – ПИН, № 4487/1, предглазничная часть черепа с фрагментами ветвей нижней челюсти; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Диагноз. Носовые отверстия крупные. Восходящий отросток предчелюстной кости широкий. Фланг предлобных костей отсутствует. Передний отросток скуловых костей массивный. Зона контакта верхнечелюстных и предчелюстной костей широкая. На скуловых костях переход латеральной поверхности в постеровентральную плавный. Фланг субдентального гребня зубной кости расширен почти на всем протяжении. На каждой верхнечелюстной и зубной костях по 17 зубов.

Распространение. Типовое местонахождение.

Материал. Голотип.

Род **Campedosaurus Alifanov, 2000**

Campedosaurus: Алифанов, 2000, с. 30; Алифанов, 2012б, с. 100.

Типовой вид – Campedosaurus sulcularis Alifanov, 2000; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Череп длиной не менее 50 мм. Теменная кость широкая с отчетливо выраженными антеролатеральными отростками. Угол расхождения ее окципитальных отростков составляет примерно 90°. Пластинчатые кости окципитально пересекают уровень центра венечной кости. На каждой зубной и верхнечелюстной костях по 14 зубов. Последние 5–6 зубов на них развёрнуты верхними лопастями к оси костей под углом 15–20°. Кроме нескольких передних, все остальные зубы плотно прилегают друг к другу.

Видовой состав. Типовой вид.

Campedosaurus sulcularis Alifanov, 2000

Рис. 106; табл. XXIV, фиг. 1, 2

Campedosaurus sulcularis: Алифанов, 2000, с. 30, рис. 6; Алифанов, 2012б, с. 100, рис. 55.

Голотип – ПИН, № 3142/341, фрагмент черепа, правая ветвь нижней челюсти, два шейных позвонка, левая ключица и лопатка; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Материал. Голотип.

Рис. 105. Череп и нижняя челюсть Cherminsaurus tereschenkoi Alifanov, 2000, Cherminsauridae; голотип ПИН, № 4487/1 (Алифанов, 2000, рис. 5, а–г; Алифанов, 2012б, рис. 54): *а, б* – ростральная часть черепа сверху (*а*) и сбоку (*б*), *в, г* – ростральная часть правой ветви левой нижней челюсти лабиально (*в*) и лингвально (*г*); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Рис. 106. Череп и нижняя челюсть Campedosaurus sulcularis Alifanov, 2000, Cherminsauridae; голотип ПИН, № 3142/341 (Алифанов, 2000, рис. 6; Алифанов, 2012б, рис. 55): *а, б* – череп сверху (*а*) и сбоку (*б*), *в, г* – правая ветвь нижней челюсти лабиально (*в*) и лингвально (*г*); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Подсемейство Erdenetesaurinae Alifanov, 1999

Типовой род – Erdenetesaurus Sulimski, 1975; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Череп длиной до 55 мм. Зубы относительно небольшие, сравнительно немногочисленные и увеличены в средней части ряда. Угол поворота их вершинок к оси челюсной кости очень небольшой. Верхняя кромка зубов имеет небольшой дугообразный изгиб. Крупнейшей является четвёртая дополнительная вершинка зуба.

Состав. Типовой род.

Род **Erdenetesaurus Sulimski, 1975**

Erdenetesaurus: Sulimski, 1975, p. 78; Estes, 1983a, p. 80; Алифанов, 2000, с. 31; Алифанов, 2012б, с. 101.
Erdennetosaurus: Gao, Norell, 2000, p. 73.

Типовой вид – Erdenetesaurus robinsonae Sulimski, 1975; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Череп высокий, до 55 мм в длину. Орбиты округлые. Окципитально верхнечелюстные кости почти доходят до уровня центра орбит. Максиллярный отросток скуловых костей низкий. Антеролатеральные отростки теменной кости выражены слабо. Окципитальные отростки теменной кости расходятся под углом в 90°. Ретроартикулярный отросток ветвей нижней челюсти широкий и длинный. На каждой верхнечелюстной и зубной костях не более 16 зубов.

Видовой состав. Типовой вид.

Erdenetesaurus robinsonae Sulimski, 1975

Рис. 107; табл. XXIV, фиг. 3–5

Erdenetesaurus robinsonae: Sulimski, 1975, p. 78, pl. XIII, XXIV; fig. 14, e; Estes, 1983a, p. 80, fig. 15, c, 18, d, p, 19 a; Алифанов, 2000, с. 31; Alifanov, 2000, p. 373; Gao, Norell, 2000, p. 72, fig 23, a, b; Алифанов, 2012б, с. 101, рис. 56.

Голотип – ZPAL, № MgR-III/19, фрагментарный череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. А. Сулимский (Sulimski, 1975) отметил связь Erdenetesaurus robinsonae Sulimski, 1975 и Cherminsaurus kozlowskii Sulimski, 1975. В описании первого вида этот автор описал наличие 6–7 дополнительных вершинок на зубах. Однако на рисунках голотипа их изображено 7–8, тогда как на фотографиях не удается выявить больше пяти (из них четвёртая увеличена по сравнению с остальными). На фотографии экз. IGM, № 3/135 зубы средней части шире и выше передних и задних, хотя К. Гао и М. Норелл (Gao, Norell, 2000) указывают на гомодонтность зубного ряда. В диагнозе вида Сулимский допустил также возможность формирования на верхнечелюстных костях по 18, а на зубных костях по 19 зубов. На рисунке голотипа, однако, изображено 16 зубов. На фотографии видно также, что зубы средней части верхнечелюстного ряда увеличены по сравнению с зубами передней и задней частей. Судя по фотографии, у экз. IGM, № 3/135 на одной челюстной кости было не меньше 14, но не больше 16 зубов.

Материал. Голотип; IGM, № 3/135, фрагментарный череп и нижняя челюсть; типовое местонахождение.

Gilmoreteioidea fam. indet.

Macrocephalosauridae indet.: Алифанов, 2000, с. 27; Алифанов, 2012б, с. 102.

Материал. Экз. ПИН, № 4753/1, серия туловищных позвонков, таз, задние конечности и часть хвоста в сочленении; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Удан-Сайр; верхний мел, джадохтский горизонт, джадохтская свита.

Рис. 107. Череп и нижняя челюсть Erdenetesaurus robinsonae Sulimski, 1975, Cherminsauridae; голотип ZPAL, № MgR-III/19 (по: Sulimski, 1975, текст-фиг. 14, e1–e3): *а* – череп и левая ветвь нижней челюсти сбоку, *б* – нёбные стержни вентрально, *в* – левая ветвь нижней челюсти лингвально (Алифанов, 2012б, рис. 56); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Замечания. Определение находки из Удан-Сайра до семейства невозможно, поскольку посткраниальный скелет у макроцефалозавров изучен слабо и его признаки в диагнозах семейств отсутствуют. К Gilmoreteioidea она отнесена по крупным размерам и зигосфен-зигантральному сочленению позвонков. Вероятнее всего, данная форма принадлежит к Gilmoreteiidae (сходные с ними по строению и размерам Cherminsauridae в добарунгойтских отложениях не известны) к архаичному подсемейству Tianysaurinae.

МИКРООТРЯД PISCAGAMIA ALIFANOV, 2012

Диагноз. Лобные кости непарные и заужены в средней части. Заднелобные кости редуцированы. Медиальный отросток заглазничных костей удлинённый и всегда контактирует с теменной костью. Тип нёба диплоглоссопалатинарный. Теменное отверстие выражено. Верхнечелюстные кости нередко смыкаются друг с другом позади предчелюстных костей. Слёзные кости выражены. Алярный отросток переднеушных костей отсутствует. Венечные кости формируют лабиальный отросток. Пластинчатые кости прободены двумя милогиодными отверстиями. Зубы обычно эу- или гиперплевродонтные. Зигосфен-зигантрального сочленения позвонков нет.

Состав. Семейства: Priscagamidae Borsuk-Bialynicka et Moody, 1984; поздний мел Центральной Азии, ранний эоцен Индостана; Gladidenagamidae fam. nov.; Pleurodontagamidae Alifanov, 1996; поздний мел Южной Монголии, Северного Китая и Узбекистана; Hoplocercidae Frost et Etheridge, 1989; поздний мел–современность Южной Америки.

Замечания. Прискагамы (Priscagamia) – группа ящериц, ставшая разнообразной в позднем мелу Центральной Азии, наряду с Macrocephalosauria. Её радиация привела к формированию нескольких морфологических типов, один из которых по гетеродонтности повторил современных “агам”.

Первый представитель прискагам – Mimeosaurus crassus – описал Ч. Гилмор (Gilmore, 1943) в составе Chamaeleonidae. Позднее еще две формы – Priscagama gobiensis и Pleurodontagama aenigmatodes – представили М. Борсук-Бялыницка и С. Муди (Borsuk-Białynicka, Moody, 1984). Они обратили внимание не только на сходство P. gobiensis с Agamidae s.l. по строению зубной системы, но и на отличия черепа и нижней челюсти (например, на отсутствие у первых эпиотических отверстий мозговой капсулы, наличие скульптуры костей крыши черепа, развитие лабиального отростка венечных костей и сохранение крупных пластинчатых костей). Находки поставили вопрос о коррекции диагноза Agamidae и таксономического обособления этих ископаемых ящериц в отдельное подсемейство – Priscagaminae.

Рис. 108. Филогения семейств и родов Priscagamia.

С накоплением новых данных для прискагамин было указано на разнообразие типов строения зубной системы и на стабильность неодонтологических признаков, не свойственных современным агамидам (Алифанов, 1989б, 1996), что позволило поставить под сомнение включение вымершей группы в состав современного семейства с допущением независимого приобретения ими сходных черт строения (Алифанов, 2000, 2004, 2012б). Попутно нами также было замечено сходство прискагам с семейством Hoplocercidae (sensu Frost, Etheridge, 1989), представители которого (Hoplocercus, Enyalioides и Morunasaurus) ныне распространены в Южной Америке и традиционно рассматриваются в составе Iguanidae s.l. Сближение двух групп основано на совпадении краниологических характеристик их представителей, включая положение супраангулярного отростка зубных костей выше переднего супраангулярного отверстия (характерно только для акродонтных игуаний), наличие крупного лабиального отростка венечной и крупной пластинчатой кости. Различия заключены, главным образом, в строении зубной системы. У Hoplocercidae она типично плевродонтная, у Pleurodontagamidae проявляется в уплощении коронок, у Gladidenagamidae fam. nov. зубы утрачивают признаки сменности. У Priscagamidae, видимо, рано уклонившихся филогенетически (рис. 108), формируется гетеродонтия в сочетании с утратой сменности и гемиплевродонтией (рис. 21, *а–в*).

В итоге нами прискагамины сначала стали рассматриваться как семейство (Алифанов, 1989б) в надсемействе Chamaeleonoidea (Алифанов, 1996), затем отдельным надсемейством Priscagamoidea вместе с Chamaeleonoidea в рамках инфраотряда Rhiptoglossa

(Алифанов, 2000) и отдельным микроотрядом Priscagamia (Алифанов, 2012б) в составе инфраотряда Chamaeleomorpha. Другие авторы на основании кладистического анализа классифицируют прискагам в составе таксона Acrodonta (Gao, Norell, 2000) или их сестринской группой (Conrad, 2008; Gauthier et al., 2012).

Примечательна находка Heterodontagama (Priscagamidae) из раннего эоцена Индостана (Rana et al., 2013), указывающая на реликтовый характер группы для данного времени и места. Вымерли здесь прискагамы, видимо, в результате конкуренции с кайнозойскими пахиглоссами.

Семейство Pleurodontagamidae Alifanov, 1996

Типовой род – Pleurodontagama Borsuk-Bialynicka et Moody, 1984; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Зубы эу- и гиперплевродонтные. Основания зубов заужены, а верхушки расширены и формируют низкие боковые вершинки (плечи) без разделительных фасеток. Нерегулярная сменность зубов сохраняется.

Состав. Кроме типового, род Ctenomastax Gao et Norell, 2000; поздний мел Южной Монголии.

Замечания. В первоописании Pleurodontagama aenigmatodes Borsuk-Białynicka et Moody, 1984 и Priscagama gobiensis Borsuk-Białynicka et Moody, 1984 было указано на значительное сходство двух форм. В числе отличий первой формы от второй они указали на крупные пластинчатые кости, длинные и более тонкие ветви нижней челюсти, бóльший угол взаиморасположения наружных крыловидных и верхнечелюстных костей, а также на бóльшее число зубов. Зубы P. aenigmatodes эуплевродонтные по прикреплению и демонстрируют нерегулярную гемиплевродонтность. Отсутствие гетеродонтности выглядит парадоксально в сравнении с P. gobiensis. Вместе с тем не исключалось, что особенности зубной системы голотипа P. aenigmatodes – результат патологии. Правда, данное допущение ставит под сомнение валидность последнего вида (Gao, Hou, 1995a).

По нашим представлениям, семейство Pleurodontagamidae sensu Алифанов, 1996 – группа с архаичными характеристиками зубной системы и в целом её промежуточными чертами между современными Hoplocercidae и ископаемыми Gladidenagamidae fam. nov. С первыми плевродонтагамид сближает сменность зубов и их узкое основание, а с последними – расширенная верхушка зубов. Агамообразная зубная система с развитием конических и расширенных в основании зубов, регулярной гемиплевродонтности, гетеродонтности и утратой сменности формировалось в рамках семейства Priscagamidae. Сложность этих преобразований определяет обособленность последней группы (рис. 108).

Находки из апт–альба Монголии, определённые (Алифанов, 2000) к плевродонтидам по непарным лобным костям с характерной для современных игуаний вырезкой теменного отверстия на их теменном крае и скульптурой гранулярного типа принадлежат Temujiniidae (см. Temujiniidae gen. indet. 1).

Род **Pleurodontagama Borsuk-Bialynicka et Moody, 1984**

Pleurodontagama Borsuk-Białynicka, Moody, 1984, p. 62; Gao, Hou, 1995b, p. 75; Gao, Hou, 1996, p. 584; Алифанов, 2012б, с. 111.

Типовой вид – Pleurodontagama aenigmatodes Borsuk-Bialynicka et Moody, 1984; поздний мел Южной Монголии и Северного Китая.

Диагноз. Череп длиной около 28 мм. Теменная кость узкая. На заглазничных костях медиальные отростки длиннее чешуйчатых. Ветви нижней челюсти тонкие. Лабиальный отросток венечных костей широкий. Зубные кости заметно изогнуты, почти в два раза длиннее постдентальной части нижней челюсти. Зубы низкие, по форме лопаткообразные с зауженными основаниями. В задней части ряда они отличаются по форме коронок и их ориентации. Прирастание к челюстным костям нерегулярное. На верхнечелюстных костях по 18, а на зубных по 24 зуба. Первые четыре верхнечелюстных зуба укрупненные.

Видовой состав. Типовой вид.

Pleurodontagama aenigmatodes Borsuk-Bialynicka et Moody, 1984

Рис. 109

Pleurodontagama aenigmatodes: Borsuk-Białynicka, Moody, 1984, p. 63, pl. 15, fig. 2, pl. 18, fig. 4, pl. 19, fig. 3, 4; fig. 4, d, 5, b; Gao, Hou, 1995b, p. 75; 1996, p. 584; Алифанов, 2000, с. 84; Alifanov, 2000, p. 371; Алифанов, 2012б, с. 111, рис. 63.

Голотип – ZPAL, № MgR-III/35, фрагментарный череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Поздний мел Центральной Азии.

Замечания. В Китае (Внутренняя Монголия) указана находка части левой ветви нижней челюсти Pleurodontagama aenigmatodes Borsuk-Białynicka, Moody, 1984 (Gao, Hou, 1995b, 1996).

Материал. Голотип.

Род **Ctenomastax Gao et Norell, 2000**

Ctenomastax: Gao, Norell, 2000, p. 11; Алифанов, 2012б, с. 71.

Типовой вид – Ctenomastax parva Gao et Norell, 2000; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Череп широкий и уплощённый. Лобная кость узкая. В ее передней половине краевые остеодермальные выступы сливаются друг с другом. Ростролатеральные отростки теменных костей чётко не выделены. Предлобные кости крупные, окципитально достигают уровня середины лобных костей. Заднелобные кости сохраняются и укрупнены. Контакта заглазничных костей с лобной и теменной костями, предположительно, не было. Меккелев канал закрыт щелевидно на протяжении передней трети его длины. Парартикулярные отростки крупные. Зубы колышковидные, немного уплощены апикально. Соседние зубы тесно сближены и гиперплевродонтные по прикреплению. Серия передних зубов увеличена в размерах. “Заклыковые” зубы постепенно увеличиваются окципитально. На верхнечелюстных костях 18–19, а на зубных костях более 20 зубов.

Видовой состав. Типовой вид.

Рис. 109. Левая ветвь нижней челюсти Pleurodontagama aenigmatodes Borsuk-Bialynicka et Moody, 1984, Pleurodontagamidae; голотип ZPAL, № MgR-III/35 (по: Borsuk-Białynicka, Moody, 1984, фиг. 4, d; Алифанов, 2012б, рис. 63) лингвально; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Ctenomastax parva Gao et Norell, 2000

Рис. 110

Ctenomastax parva: Gao, Norell, 2000, p. 11, fig. 3; Алифанов, 2012б, с. 71.

Голотип – IGM, № 3/16, неполный череп; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Зос; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Поздний мел Южной Монголии.

Замечания. Первоописание Ctenomastax parva Gao et Norell, 2000 составлено по образцам сравнительно плохой сохранности. Кроме этого, некоторые расхождения в характеристиках и изображениях образцов делают заключение о принадлежности их одному виду сомнительным. Сомнительно также мвязь C. parva с “нонакродонтными игуаниями”, т.е. с Iguanidae s.l. или Iguanomorpha, поскольку диагностически значимые признаки не сохранились. Возможные связи обсуждаемого вида с другими группами игуаний в первоописании представлены как неясные.

Позднее Ctenomastax parva Gao et Norell, 2000 был рассмотрен в составе клады Gobiguania (наряду с Temujinia Gao et Norell, 2000, Zapsosaurus Gao et Norell, 2000 и Anchaurosaurus Gao et Hou, 1995), которая представлена как более продвинутая по сравнению с Hoplocercidae и Phrynosomatidae (Conrad, Norell, 2007), или в родстве с Temujinia, как одну из ветвей игуаноморф (Conrad, 2008, фиг. 56, A). Ж. Готье et al. (Gauthier et al., 2012) допустили связь C. parva с прискагамами. Нами этот вид включается в состав семейства Temujiniidae (Алифанов, 2012б).

В настоящей работе предполагается, что Ctenomastax parva Gao et Norell, 2000 принадлежит семейству Pleurodontagamidae, в пользу чего свидетельствуют следующие признаки: наличие остеодермальной скульптуры, связь верхнечелюстных костей друг с другом позади предчелюстной кости, уплощение верхушек зубов, щелевидное смыкание зубной кости вокруг меккелева канала, крупный параартикулярный отросток. Крупная заднелобная кость говорит об архаичности C. parva.

Материал. Голотип; экз. MGI, № 3/62, фрагментарный череп; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Рис. 110. Череп и нижняя челюсть Ctenomastax parva Gao et Norell, 2000, Pleurodontagamidae; голотип IGM, № 3/61 (по: Gao, Norell, 2000, фиг. 3, a, b): *а* – сверху, *б* – снизу; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Зос; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Рис. 111. Фрагмент правой верхнечелюстной кости Pleurodontagamidae gen. indet.; коллекция и номер образца не указаны (по: Nessov, 1988, табл. 17, фиг. 15); Узбекистан, Центральные Кызылкумы, местонахождение Джаракудук; верхний мел, средний–верхний, турон, биссектинская свита.

Pleurodontagamidae gen. indet.

Рис. 111

Undeterminated lizards: Nessov, 1988, pl. 17, fig. 15; Алифанов, 2012б, с. 115.

Материал. Фрагмент правой верхнечелюстной кости с зубами (коллекция и номер образца не указаны); Узбекистан, Центральные Кызылкумы, местонахождение Джаракудук; верхний мел, средний–верхний турон, биссектинская свита.

Замечания. Определение основано на шпателевидной форме зубов, частично напоминающих зубы Pleurodontagama Borsuk-Bialynicka et Moody, 1984.

Семейство Gladidenagamidae Alifanov, fam. nov.

Типовой род – Gladidenagama Alifanov, 1996; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Зубы гиперплевродонтные и уплощены лабиолингвально верхушечно и у основания. Гемиплевродонтность нерегулярная или отсутствует. Верхушки расширены и формируют низкие боковые вершинки (плечи) без разделительных фасеток. Сменность зубов утрачена.

Состав. Кроме типового, роды: Mimeosurus Gilmore, 1943; Pseudomimeosaurus Alifanov, 2012; поздний мел Южной Монголии.

Замечания. В развитие классификации Priscagamia нами предлагается выделить семейство Gladidenagamidae fam. nov., которое обладает промежуточными характеристиками зубной системы по сравнению с Pleurodontagamidae и Priscagamidae. Промежуточность выражается в утрате сменности зубов при отсутствии регулярной гемиплевродонтии и гетеродонтии. По степени продвинутости зубной системы новое семейство аналогично Changjiangosauridae в составе Pachyglossa.

Основанием для выделения нового семейства стали данные М. Борсук-Бялыницкой и С. Муди (Borsuk-Białynicka, Moody, 1984), которые представили результаты изучения новых материалов по Mimeosaurus crassus Gilmore, 1943. Для этого вида удалось показать наличие приросших к челюстным костям зубов, но не субтреугольных, как у Priscagama

gobiensis Borsuk-Bialynicka et Moody, 1984, а ромбовидных. При этом верхнечелюстные “клыки” отличаются от других зубов только более крупными размерами, т.е. они срастаются с челюстными костями без признаков сменности. В целом зубная система последнего вида предстаёт не гетеродонтной, а анизодонтной. Gladidenagama semiplena Alifanov, 1996 из позднего мела Монголии – еще одна прискагамоидная ящерица с негетеродонтной зубной системой. Именно она повлияла на наше решение (Алифанов, 1996) обособить подобных прискагам в составе особого семейства.

Род **Gladidenagama Alifanov, 1996**

Gladidenagama: Алифанов, 1996, с. 116; Алифанов, 2012б, с. 111.

Типовой вид – Gladidenagama semiplena Alifanov, 1996; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Череп субтреугольный, длиной примерно 12 мм. Остеодермальная скульптура крупная. Носовые кости контактируют с верхнечелюстными костями латеральнее предчелюстной кости. Все кости нёба очень широкие. Крыловидные кости контактируют с сошниками. Субдентальный гребень зубных костей очень широкий. Пластинчатые кости сильно редуцированы рострально, а зубные кости формируют замкнутый меккелев желобок. Зубы с уплощёнными вершинками и зауженными основаниями. По высоте и ширине они незначительно увеличиваются окципитально. На верхнечелюстных и зубных костях примерно по 20 зубов. Клыкообразных зубов нет.

Видовой состав. Типовой вид.

Gladidenagama semiplena Alifanov, 1996

Рис. 112; табл. XXV, фиг. 1–3

Gladidenagama semiplena: Алифанов, 1996, с. 116, рис. 4, г, 5, г, 6, е, 7, и, т; 2000, с. 84; Alifanov, 2000, p. 371; Алифанов, 2012б, с. 112, рис. 64.

Рис. 112. Череп Gladidenagama semiplena Alifanov, 1996, Gladidenagamidae fam. nov.; голотип ПИН, № 3142/319 (Алифанов, 1996, рис. 5, г, 6, е, 7, т; Алифанов, 2012б, рис. 64); *а*, *б* – череп снизу (*а*) и сбоку (*б*), *в* – ростральная часть правой ветви нижней челюсти лингвально; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Голотип – ПИН, № 3142/319, фрагментарный череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Материал. Голотип.

Рис. 113. Верхнечелюстная кость Mimeosaurus crassus Gilmore, 1943, Gladidenagamidae fam. nov.: *а* – лабиально; голотип AMNH, № 6655 (Gilmore, 1943, фиг. 6; Алифанов, 2012б, рис. 65, а), *б* – вентролингвально; экз. ZPAL MgR-II/40 (по: Borsuk-Białynicka, Moody, 1984, фиг. 5, с; Алифанов, 2012, рис. 65, б); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Баин-Дзак; верхний мел, нижний–средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская свита.

Род **Mimeosaurus Gilmore, 1943**

Mimeosaurus: Gilmore, 1943, p. 367; Estes, 1983a, p. 53; Borsuk-Białynicka, Moody, 1984, p. 67; Gao, Hou, 1995b, p. 69; 1996, p. 58; Алифанов, 2012б, с. 112.

Типовой вид – Mimeosaurus crassus Gilmore, 1943; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Череп длиной до 25 мм, широкий, с короткой предглазничной частью. Вдоль орбитального края скуловых костей тянется цепь остеодермальных бугорков. Передние два зуба конические, из них второй заметно выделяется большими размерами. Остальные зубы расположены плотно, увеличиваются окципитально по ширине оснований. Последние заужены слабо и достигают супра- и субдентальных гребней челюстных костей. На верхнечелюстных костях по 12–13, а на зубных костях по 12 зубов.

Видовой состав. Типовой вид.

Mimeosaurus crassus Gilmore, 1943

Рис. 113

Mimeosaurus crassus: Gilmore, 1943, p. 367, fig. 6; Estes, 1983a, p. 53, fig. 10, f; Borsuk-Białynicka, Moody, 1984, p. 67, pl. 17, fig. 1–5, pl. 18, fig. 1, 2; fig. 3, b, 5, c; Gao, Hou, 1995b, p. 69, fig. 8, 9, d–h; 1996, p. 583, fig. 3, a, b; Gao, Norell, 2000, p. 32, fig. 9; Алифанов, 2000, с. 84; Alifanov, 2000, p. 371; Алифанов, 2012б, с. 112, рис. 65.

Голотип – AMNH, № 6655, левые верхнечелюстная и скуловая кости; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Баин-Дзак; верхний мел, нижний–средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская свита.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Поздний мел Южной и Центральной Монголии.

Замечания. В первоописании Mimeosaurus crassus отнесен Ч. Гилмором (Gilmore, 1943) к семейству Chamaeleonidae на основании агамоподобной зубной системы, сочетающейся с развитием зернистой скульптуры на поверхности скуловой и верхнечелюстной костей. В работе также указано на 12 тесно посаженных верхнечелюстных зубов (из них два первых увеличены), субпрямоугольную форму верхнечелюстной кости и срастание последней со скуловой костью. С. Муди (Moody, 1980) и Р. Эстес (Estes, 1983a) указали на возможность включения M. crassus в состав Agamidae s.l.

Данные о типовом образце обсуждаемого вида дополнены новыми находками из типового местонахождения (Borsuk-Białynicka, Moody, 1984). Они показывают, что все зубы (в описании они характеризуются и как “цилиндрические”, и “билатерально сжатые”) прирастают к челюстной кости, основаниями достигают поперечного гребня, а клыкообразно увеличен только второй зуб.

Довольно полные находки черепов, идентичность которых с голотипом Mimeosaurus crassus Gilmore, 1943 доказывается только некоторыми признаками сходства (Gao, Norell, 2000) из-за их неполного препарирования, показывают ряд дополнительных деталей. Например, у экз. IGM, № 3/74 из местонахождения Зос обнаружена рудиментарная заднелобная кость. Вариативность размеров клыкообразных зубов авторы характеризуют как проявление полового диморфизма, но в диагнозе данной формы о клыкообразности передних максиллярных зубов также сообщается.

В “ревизованном” диагнозе Mimeosaurus crassus Gilmore, 1943 К. Гао и М. Норелл (Gao, Norell, 2000) указывают на “сильно редуцированную предчелюстную кость” (неясно, что имеется в виду, поскольку на фотографиях образцов восходящий отросток этой кости обломан, а ее базальная часть выглядит небольшой, видимо, в силу небольшого размера образцов), короткие и субпрямоугольные верхнечелюстные кости, прямой (на самом деле дугообразный) короткий зубной ряд, с двумя отчётливо увеличенными и клыкообразными зубами (в реальности на образцах увеличен только один, второй, зуб), уплощённый лабиальный отросток венечных костей с вертикальным гребнем (обычен для представителей Flaviagaminae).

Фактически новый диагноз повторяет данные К. Гао и Л. Хоу (Gao, Hou, 1995b, 1996), переизучивших Mimeosaurus crassus Gilmore, 1943 по шести новым образцам из местонахождения Баян-Мандаху (Внутренняя Монголия, Китай). Однако плохая сохранность последних не позволяет установить даже число челюстных зубов. Тем не менее, в тексте говорится о внутривидовом полиморфизме на примере остеодермальной скульптуры, которая, в отличие от голотипа, на образцах из Китая выражена слабо или не выражена совсем. Нет у китайских образцов и отверстий на пластинчатых костях. При этом Гао и Хоу указывают на сходство зубов M. crassus из их сборов и современных агамид, что в свете данных М. Борсук-Бялыницкой и С. Муди (Borsuk-Białynicka, Moody, 1984) говорит не столько о полиморфизме обсуждаемого вида, сколько о путанице в представлениях о прискагамах. Не исключено, что при обсуждении M. crassus речь идет о двух разных формах, которые демонстрируют только внешнее сходство. Например, среди прискагамоидных ящериц сходство по небольшим размерам, а также по широкой и субтреугольный форме черепа проявляют Phrynosomymus asper Alifanov, 1996 и Gladidenagama semiplena Alifanov, 1996. Отличия между ними состоят, прежде всего, в разных типах зубной системы, гетеродонтной в первом случае и анизодонтной во втором.

Объектом полемики для К. Гао и Л. Хоу (Gao, Hou, 1995a, b) стал экз. ПИН, № 3143/102, описанный как Mimeosaurus tugrikinensis Alifanov, 1989, который, по их мнению, не отличается от Mimeosaurus crassus Gilmore, 1943. В частности, эти авторы ошибочно указывают на сходство двух форм по субпрямоугольной форме верхнечелюстных костей (выражено и у других видов прискагамоидей), срастанию их со скуловыми костями (в реальности шов между двумя костями чёткий), а также по вертикальной ориентации лабиального отростка венечных костей (выражено у многих прискамоидей). Нами эта проблема была подробно рассмотрена, в результате чего M. tugrikinensis был представлен в составе самостоятельного рода Pseudomimeosaurus Alifanov, 2012.

Материал. Голотип; экз. ZPAL, № MgR-II/40, правая верхнечелюстная кость; экз. ZPAL, № MgR-II/73, средняя часть левой ветви нижней челюсти (местонахождение Баин-Дзак); экз. IGM, № 3/74, № 3/75, черепа с нижними челюстями (Ухаа-Толгод); экз. IGM, № 3/76, череп с нижней челюстью (Зос); Монголия, Южно-Гобийский аймак; верхний мел, средний кампан, джадохтская (Баин-Дзак) и барунгойотская свита (Ухаа-Толгод, Зос).

Род **Pseudomimeosaurus Alifanov, 2012**

Pseudomimeosaurus: Алифанов, 2012б, с. 114, рис. 66.

Типовой вид – Mimeosaurus tugrikinensis Alifanov, 1989; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Череп длиной до 16–18 мм. Орбиты и верхние височные окна крупные. Медиальный отросток заглазничных костей длиннее чешуйчатого. Чешуйчатые кости массивные и несут остеодермальную скульптуру гранулярного или мелкощиткового типа, которая продолжается от латеральной поверхности скуловой кости в виде цепочки бугорков. Сошниковый отросток крыловидных костей длинный. Нижний край ветви нижней челюсти дугообразный. Пластинчатые кости окципитально пересекают уровень середины венечных костей, а рострально до симфиза не доходят. Фланг субдентального гребня зубной кости утолщён в средней части. Зубы ромбовидные по форме. Их основания часто сливаются с челюстными костями и не имеют связи с субдентальным гребнем, отделяясь основанием от него на разную высоту (нерегулярная гемиплевродонтность). Зубы прилегают друг к другу неплотно и иногда имеют разный наклон и высоту, что, видимо, связано с асинхронным срастанием их с челюстными костями. Наиболее крупные зубы расположены в средней части ряда. Передние зубы чуть больше последующих, но не клыкообразные. На верхнечелюстных костях по 13–14, а на зубных костях не менее чем по 14–15 зубов.

Видовой состав. Типовой вид.

Замечания. Данная форма отличается уникальным сочетанием признаков: гемиплевродонтностью, числом, формой и взаимоположением зубов, а также их укрупнением в средней части ряда. От Mimeosaurus Gilmore, 1943 она дополнительно отличается бóльшим числом, крупными размерами и ромбовидной формой зубов, а также отсутствием клыкообразной серии.

Pseudomimeosaurus tugrikinensis (Alifanov, 1989)

Рис. 114

Mimeosaurus tugrikinensis: Алифанов, 1989б, стр. 78, рис. 2; 1996, рис. 6, ж, з, 7, з, с; Alifanov, 2000, fig. 18.3, a, b; Alifanov, 2000, p. 372; Алифанов, 2012б, с. 114, рис. 66.
“Mimeosaurus” tugrikinensis: Алифанов, 2000, с. 84, рис. 38.

Голотип – ПИН, № 3143/102, фрагментарный череп; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Тугрикийн-Ширэ; верхний мел, нижний–средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская свита.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Первоначально Pseudomimeosaurus tugrikinensis (Alifanov, 1989) был описан (Алифанов, 1989б) в составе рода Mimeosaurus Gilmore, 1943. Однако его голотип демонстрирует достаточно чёткие морфологические отличия от материалов по Mimeosaurus crassus Gilmore, 1943, представленных М. Борсук-Бялыницкой и С. Муди (Borsuk-Białynicka, Moody, 1984), что стало поводом для пересмотра первой точки зрения.

Рис. 114. Череп и нижняя челюсть Pseudomimeosaurus tugrikinensis (Alifanov, 1989), Gladidenagamidae fam. nov.; голотип ПИН, № 3143/102: *а* – верхнечелюстная и скуловые кости в сочленении лабиально, *б* – правая верхнечелюстная кость с зубами лингвально (Алифанов, 1989б, рис. 2, а), *в* – реконструкция правой ветви нижней челюсти лабиально, *г* – то же лингвально (Alifanov, 2000, фиг. 18.3, a, b; Алифанов, 2012б, рис. 66); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Тугрикийн-Ширэ; верхний мел, нижний–средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская свита**.**

Характеризуя находки позднемеловых ящериц из местонахождения Баян-Мандаху (Внутренняя Монголия, Китай), К. Гао и Л. Хоу (Gao, Hou, 1995b) усмотрели нарушение “Международного кодекса зоологической номенклатуры...” в процедуре описания Mimeosaurus tugrikinensis Alifanov, 1989. По их мнению, новый вид “...не снабдили диагнозом...” (Gao, Hou, 1995b, с. 73). Из контекста следует, что имеется в виду отсутствие соответствующей рубрики (Кодекс необходимость её введения для описания нового вида не требует, а сравнительные данные приведены в рубрике “описание”, наличие которых указанные авторы игнорировали). Попутно отметим, что изображённые в работе Гао и Хоу (Gao, Hou, 1995b) образцы демонстрируют признаки принадлежности не к Mimeosaurus crassus Gilmore, 1943, а к Pseudomimeosaurus tugrikinensis (Alifanov, 1989), судя, например, по нерегулярной высоте и наклону челюстных зубов, которые объяснимы только при наличии межзубных диастем. Окончательное определение образцов из Баян-Мандаху возможно после их более полного препарирования и подробного сравнения с типовыми материалами по M. crassus и P. tugrikinensis.

Материал. Голотип.

Семейство Priscagamidae Borsuk-Bialynicka et Moody, 1984

Типовой род – Priscagama Borsuk-Bialynicka et Moody, 1984; поздний мел Южной Монголии и Северного Китая.

Диагноз. Связь лобной и верхнечелюстных костей обычно утрачена. Скуловые и чешуйчатые кости в контакте. Субдентальный гребень зубных костей широкий. Всегда хорошо развиты пальцеобразные параартикулярные отростки. Зубная система гетеродонтная, дифференцирована по агамидному типу на три серии: “клыки”, “предкоренную” и “коренную”. Зубы двух последних серий субтреугольные по форме с широким основанием и уплощены лабиолингвально. Гемиплевродонтность предкоренной серии выражена.

Состав. Подсемейства: Priscagaminae Borsuk-Bialynicka et Moody, 1984; поздний мел Южной Монголии и нижний эоцен Индостана; Flaviagaminae Alifanov, 1996; поздний мел Южной Монголии.

Замечания. Семейство обладает наиболее продвинутой в микроотряде зубной системой с развитием гетеродонтии, гемиплевродонтии, утратой сменности, выделенности зубов зародышевой серии. По степени продвинутости зубной системы Priscagamidae аналогичны современным Agamidae в составе Pachyglossa.

К. Гао и Л. Хоу (Gao, Hou, 1995b) в их “ревизованном дигнозе” прискагамид указывают на связь крыловидных костей и сошников, но сомневаются в диагностичной ценности этого признака. У типового рода группы его не отмечено (Алифанов, 1996).

Подсемейство Priscagaminae Borsuk-Bialynicka et Moody, 1984

Типовой род – Priscagama Borsuk-Bialynicka et Moody, 1984.

Диагноз. Теменное отверстие небольшое. Череп дорсовентрально уплощён. Носовые отверстия удлинены и ориентированы дорсально. Носовые кости небольшие, отделены друг от друга контактом предчелюстных (точнее, их узких и длинных восходящих отростков) и лобных костей. Окципитальный отросток верхнечелюстных костей обычно низкий. Чешуйчатые кости массивные и сильно искривлены медиально. Контакт крыловидных костей и сошников утрачен. Мандибулярный фланг нёбных стержней высокий и вертикализованный. Лабиальный отросток венечных костей широкий в основании и заметно короче дорсального. Промежутки между зубами небольшие, не превышают ширины их оснований. На челюстных костях не менее четырёх клыкообразных зубов. Заклыковые зубы относительно крупные.

Состав. Кроме типового, роды: Chamaeleognathus Alifanov, 1996; Cretagama Alifanov, 1996; поздний мел Южной Монголии; Heterodontagama Rana et al., 2013; ранний эоцен Индостана.

Род **Priscagama Borsuk-Bialynicka et Moody, 1984**

Priscagama: Borsuk-Białynicka, Moody, 1984, p. 54; Gao, Hou, 1995a, p. 74; 1996, p. 584; Алифанов, 2012б, с. 104.

Типовой вид – Priscagama gobiensis Borsuk-Bialynicka et Moody, 1984; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Череп немногим менее 25 мм в длину. Остеодермальная скульптура покровных костей высокая. По площади просвета орбиты крупнее верхних височных окон. На лобных костях краевые остеодермальные щитки сравнительно небольшие. Предчелюстная кость очень узкая в основании. Её восходящий отросток не пересекает уровень переднего края предлобных костей. Задний край теменной кости узкий. Затылочные отростки расходятся друг от друга под углом, равным примерно 100°. Лобная кость рострально немного расширена. Задний край сошников выпрямленный. Крыловидный отросток нёбных костей широкий. Нижний край зубных костей не утолщён. Ангулярный отросток этих костей не выражен. Задний край пластинчатых костей не пересекает уровень середины венечных костей. Антеромедиальный отросток последних удлинённый. На каждой верхнечелюстной кости до 20, а на зубной – до 18 зубов.

Видовой состав. Типовой вид.

Рис. 115. Череп и нижняя челюсть Priscagama gobiensis Borsuk-Bialynicka et Moody, 1984, Priscagamidae; экз. ПИН, № 3142/320 (Алифанов, 1996, рис. 4, в, 5, в, 6, б, 7, б, л; Алифанов, 2012б, рис. 57): *а, в* – череп сверху (*а*) и сбоку (*в*), *б* – кости нёба вентрально, *г, д* – левая ветвь нижней челюсти лабиально (*г*) и лингвально (*д*); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Priscagama gobiensis Borsuk-Bialynicka et Moody, 1984

Рис. 115; табл. XXV, фиг. 4–6

Priscagama gobiensis: Borsuk-Białynicka, Moody, 1984, p. 55, pl. 14, pl. 15, fig. 1, pl. 16, pl. 17, fig. 6, pl. 18, fig. 3, pl. 19, fig. 1, 2; fig. 1, 2, 3, a, 4, a–c, 5, a; Алифанов, 1996, рис. 4, в, 5, в, 6, б, 7, б, д; 2000, с. 83, рис. 37; Alifanov, 2000, p. 369, fig. 18.2; Gao, Hou, 1995b, p. 74, fig. 9, a–c; 1996, p. 584, fig. 3, c, 3, d; Gao Norell, 2000, p. 34, fig. 10; Алифанов, 2012б, с. 104, рис. 57; табл. VI, фиг. 1–3.

Голотип – ZPAL, № MgR-III/32, череп и нижняя челюсть; местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Поздний мел Южной Монголии и Северо-Восточного Китая.

Замечания. Диагноз Priscagama gobiensis Borsuk-Białynicka, Moody, 1984 существенно дополнен нами в связи с описанием новых форм в типовом подсемействе. Изображение образца экз. ПИН, № 3142/320 (Алифанов, 1996) позволяет отметить некоторые несовпадения деталей по сравнению с голотипом. К. Гао и Л. Хоу (Gao, Hou, 1995b) указывают на отличия двух образцов по прикреплению заглазничных костей (они ошибочно назвали их заднелобными) к осевым костям крыши черепа. Те же авторы (Gao, Norell, 2000) ссылаются на экз. IGM, № 3/380 из местонахождения Ухаа-Толгод, который, с их точки зрения, может быть отнесён к P. gobiensis, но, судя по приведённому изображению, больше соответствует Chamaeleognathus iordanskyi Alifanov, 1996 (см. ниже). Поскольку последний образец сильно повреждён и не отпрепарирован с нёбной стороны, его точное определение пока сделать невозможно.

Из местонахождения Баян-Мандаху (Внутренняя Монголия, Китай) также отмечена находка Priscagama gobiensis Borsuk-Białynicka, Moody, 1984 (Gao, Hou, 1995b).

Материал. Кроме голотипа, экз. ZPAL, № MgR-III/83, фрагмент нижней челюсти; экз. ZPAL, № MgR-III/31, № MgR-III/33, № MgR-III/72, № MgR-III/77, № MgR-III/101; экз. ПИН, № 3142/320, фрагментарные черепа (местонахождение Хермин-Цав); экз. IGM, № 3/77, № 3/78, черепа с нижней челюстью (Ухаа-Толгод); экз. IGM, № 3/79, неполный череп с нижней челюстью (Хульсан); Монголия, Южно-Гобийский аймак; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Priscagama sp.

Priscagama sp.: Borsuk-Białynicka, Moody, 1984, p. 61; Алифанов, 2012б, с. 106.

Материал. Экз. ZPAL, № MgR-III/69, средняя часть правой ветви нижней челюсти; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Замечания. М. Борсук-Бялыницка и С. Муди (Borsuk-Białynicka, Moody, 1984) ссылаются на массивность экз. ZPAL, № MgR-III/69, более высокую, чем у Priscagama gobiensis Borsuk-Bialynicka et Moody, 1984, венечную кость и иначе расположенные зубы. К. Гао и Л. Хоу (Gao, Hou, 1995b) относят данный образец к P. gobiensis.

Род **Chamaeleognathus Alifanov, 1996**

Chamaeleognathus: Алифанов, 1996, с. 105; Алифанов, 2012б, с. 106.

Типовой вид – Chamaeleognathus iordanskyi Alifanov, 1996; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Череп длиной более 30 мм. Остеодермальная скульптура покровных костей отчётливая. На лобных костях краевые остеодермальные щитки широкие. Предчелюстная кость очень узкая. Её восходящий отросток пересекает уровень переднего края предлобных костей. Задний край теменной кости узкий. Затылочные отростки расходятся друг от друга под углом, равным примерно 120°. Диаметры орбит и височных окон примерно равны. Ростральная часть лобной кости практически не расширена. Площадь носовых костей заметно меньше площади дорсальных поверхностей предлобных костей. Задний край сошников W-образный. Нижний край ветвей нижней челюсти дугообразно изогнут. На зубных костях выражен короткий ангулярный отросток. Ростральнее пластинчатых костей зубные кости утолщены и образуют замкнутый канал. Окципитально пластинчатые кости пересекают уровень середины венечной кости. Последние кости массивные, с широким лабиальным отростком. Надугловые кости формируют латеральный гребень.

Видовой состав. Типовой вид.

Замечания. По наличию замкнутого меккелева канала к данному роду близка Heterodontagama Rana et al., 2013 из раннего эоцена Индостана.

Chamaeleognathus iordanskyi Alifanov, 1996

Рис. 116; табл. XXVI, фиг. 1–3

Chamaeleognathus iordanskyi: Алифанов, 1996, с. 105, рис. 4, а, 5, а, 6, а, 7, а, к; 2000, с. 84; Alifanov, 2000, p. 370; Алифанов, 2012б, с. 106, рис. 58; табл. VI, фиг. 4–6.

Голотип – ПИН, № 3142/345, череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Материал. Голотип; экз. ПИН, № 3142/346, череп; экз. ПИН, № 3142/347, ветви нижней челюсти; экз. ПИН, № 3142/350, фрагмент правой ветви нижней челюсти; типовое местонахождение.

Рис. 116. Череп и нижняя челюсть Chamaeleognathus iordanskyi Alifanov, 1996, Priscagamidae; голотип ПИН, № 3142/345 (Алифанов, 1996, рис. 4, а, 5, а, 6, а, 7, а, к; Алифанов, 2012б, рис. 58): *а–в* – череп сверху (*а*), снизу (*б*) и сбоку (*в*), *г, д* – левая ветвь нижней челюсти лабиально (*г*) и лингвально (*д*); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Род **Cretagama Alifanov, 1996**

Cretagama: Алифанов, 1996, с. 108.

Типовой вид – Cretagama bialynickae Alifanov, 1996; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Остеодермальная скульптура костей крыши черепа выражена нечётко. Глазницы крупные. Теменное отверстие крупное. Задний край теменной кости вертикально расширен. Затылочные отростки расходятся друг от друга примерно под углом в 120°. Предчелюстная кость относительно широкая в основании. Рострально лобная кость заметно расширена. Медиальный отросток заглазничных костей длиннее чешуйчатого. Задний край сошников имеет U-образную форму. Птеригоидные отростки нёбных костей узкие и длинные. Ростромедиальный отросток венечных костей короткий и широкий. Пластинчатые кости окципитально уровня середины венечных костей не пересекают.

Видовой состав. Типовой вид.

Cretagama bialynickae Alifanov, 1996

Рис. 117

Cretagama bialynickae: Алифанов, 1996, с. 108, рис. 4, б, 5, б, 7, в, м; 2000, с. 83; Alifanov, 2000, p. 370; Алифанов, 2012б, с. 106, рис. 59.

Голотип – ZPAL, № MgR-III/72, череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Рис. 117. Череп и нижняя челюсть Cretagama bialynickae Alifanov, 1996, Priscagamidae; голотип ZPAL, № MgR-III/72 (Алифанов, 1996, рис. 4, б, 5, б, 7, в, м; Алифанов, 2012б, рис. 59): *а* – череп сверху, *б* – нёбный комплекс вентрально, *в, г* – левая ветвь нижней челюсти лабиально (*в*) и лингвально (*г*); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Замечания. Голотип Cretagama bialynickae Alifanov, 1996 первоначально включали в типовую коллекцию Priscagama gobiensis Borsuk-Białynicka, Moody, 1984. Однако его отличия от голотипа P. gobiensis выделяют данную находку из числа остальных. Эти данные, зафиксированные в диагнозе C. bialynickae, позволили нам (Алифанов, 1996) выделить новый таксон в рамках подсемейства Priscagaminae. Последний филогенетически выглядит обособленно по сравнению с P. gobiensis и Chamaeleognathus iordanskyi Alifanov, 1996, судя по крупному теменному отверстию, слабому развитию остеодермальной скульптуры, крупным глазницам и другим признакам.

Материал. Голотип.

Замечания. Л.А. Несов (Nessov, 1988) предполагал, что данная находка принадлежит новой форме. Однако диагностических признаков выявить не удалось из-за фрагментарности образца. Судя по крупным зубам задней части нижнечелюстного ряда, он может принадлежать подсемейству Priscagaminae.

Priscagaminae gen. indet.

Рис. 118

Paragaminae [sic; indet.]: Nessov, 1988, p. 478, pl. 17, fig. 14; Алифанов, 2012б, с. 110.

Рис. 118. Фрагмент левой зубной кости с зубами, лингвально Priscagamidae gen. indet.; номер образца не указан (по: Nessov, 1988, табл. 17, фиг. 14); Узбекистан, Центральные Кызылкумы, местонахождение Джаракудук; верхний мел, средний–верхний турон, биссектинская свита.

Материал. Фрагмент левой зубной кости с зубами (коллекция и номер образца не указаны); Узбекистан, Центральные Кызылкумы, местонахождение Джаракудук; верхний мел, средний–верхний турон, биссектинская свита.

Подсемейство Flaviagaminae Alifanov, 1996

Типовой род – Flaviagama Alifanov, 1989; поздний мел Центральной Монголии

Диагноз. Лобные и теменные кости обычно недоокостеневают вокруг теменного отверстия. Носовые кости не разделены друг от друга. Контакта предчелюстных и лобных костей нет. По площади носовые кости крупнее дорсальных поверхностей предлобных костей. Зубной край верхнечелюстных костей дугообразно изогнут вниз. Окципитальный отросток этих же костей вертикально расширен. Озубление на крыловидных костях отсутствует. Лабиальный отросток венечных костей узкий и длинный, по длине он почти равен дорсальному отростку. Клыкообразных зубов не более трех. Заклыковые зубы мелкие.

Состав. Кроме типового, роды: Morunasius Alifanov, 1996; Phrynosomimus Alifanov, 1996; поздний мел Южной Монголии.

Род **Flaviagama Alifanov, 1989**

Flaviagama: Алифанов, 1989 б, с. 74; 1996, с. 111; Алифанов, 2012б, с. 107.

Типовой вид – Flaviagama dzerzhinskii Alifanov, 1989; поздний мел Центральной Монголии.

Рис. 119. Череп и нижняя челюсть Flaviagama dzerzhinskii Alifanov, 1989, Priscagamidae; голотип ПИН, № 3143/101 (Алифанов, 1989б, рис. 1, а–д; Алифанов, 1996, рис. 4, ж, 5, е, 6, д, 7, д, о; Алифанов, 2012б, рис. 60): *а, б* – череп сверху (*а*) и сбоку (*б*), *в, г* – правая ветвь нижней челюсти лабиально (*в*) и лингвально (*г*); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Тугрикийн-Ширэ, верхний мел, нижний–средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская свита.

Диагноз. Череп сравнительно высокий. Остеодермальная скульптура выражена нерезко и незначительно. Чешуйчатые кости тонкие. Носовые кости очень крупные. Медиальный отросток заглазничных костей удлиненный. Контакт ростральных отростков крыловидных костей и сошников выражен. Окципитально пластинчатые кости не достигают уровня середины венечных костей. Фланг субдентального гребня широкий, немного увеличивается по высоте рострально и налегает на пластинчатую кость лингвально. Ростромедиальный отросток венечных костей узкий. Угловые кости относительно небольшие. Зубные кости в области диастемы высокие. Зубы сравнительно мелкие. На верхнечелюстных костях по три, а на зубных костях по два сменяемых клыкообразных зуба. Всего на верхнечелюстных костях по 13, а на зубных костях – по 14 заклыковых зубов.

Видовой состав. Типовой вид.

Flaviagama dzerzhinskii Alifanov, 1989

Рис. 119

Flaviagama dzerzhinskii: Алифанов, 1989б, с. 75, рис. 1; 1996, рис. 4, ж, 5, е, 6, д, 7, д, о; Alifanov, 2000, p. 370; Алифанов, 2012б, с. 107, рис. 60.
Flaviagama dzerzhinskyi: Алифанов, 2000, с. 83.

Голотип – ПИН, № 3143/101, череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Тугрикийн-Ширэ; верхний мел, нижний–средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская свита.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. К. Гао и Л. Хоу (Gao, Hou, 1995a) отмечали необходимость ревизии диагноза Flaviagama dzerzhinskii Alifanov, 1989, поскольку, с их точки зрения, в нем большая часть признаков свойствена и другим прискагамам, в том числе Mimeosaurus crassus Gilmore, 1943. Такая рекомендация базируется на теоретическом допущении широкого полиморфизма черепа у одного вида ящериц, который у большинства современных видов морфологически не устанавливается, но имеет место у некоторых ископаемых видов, изучение которых часто проведено лишь предварительно, как, в частности, M. crassus. Нами две вышеназванные формы классифицируются в разных семействах из-за различий в строении их зубной системы, гетеродонтной в одном случае и анизодонтной в другом.

Материал. Голотип.

Род Morunasius Alifanov, 1996

Morunasius: Алифанов, 1996, с. 111; Алифанов, 2012б, с. 108.

Типовой вид – Morunasius modestus Alifanov, 1996; поздний мел Южной Монголии.

Рис. 120. Череп и нижняя челюсть Morunasius modestus Alifanov, 1996, Priscagamidae; голотип ПИН, № 3142/317 (Алифанов, 1996, рис. 4, д, 5, д, 6, г, 7, г, н; Алифанов, 2012б, рис. 61): *а–в* – череп сверху (*а*), снизу (*б*) и сбоку (*в*), *г, д* – правая ветвь нижней челюсти лабиально (*г*) и лингвально (*д*); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Диагноз. Череп до 22 мм в длину. Череп широкий и уплощенный. Надвисочные кости очень крупные. Ростролатеральные отростки теменной кости длинные. Чешуйчатые кости короткие, достигают впереди уровня середины теменной кости. Заглазничные кости широкие. Их антеролатеральный отросток не формирует контакта с наружнокрыловидной костью. Носовые кости сравнительно короткие и широкие. Связи крыловидных костей и сошников нет. Суборбитальные окна крупные. Между задними концами сошников выражена щель. Ростромедиальный отросток венечных костей широкий и удлиненный. На каждой верхнечелюстной кости не менее 15 зубов.

Видовой состав. Типовой вид.

Morunasius modestus Alifanov, 1996

Рис. 120

Morunasius modestus: Алифанов, 1996, с. 111, рис. 4, д, 5, д, 6, г, 7, г, н; 2000, с. 84; Alifanov, 2000, p. 370; Алифанов, 2012б, с. 108, рис. 61.

Голотип – ПИН, № 3142/317, фрагментарный череп и нижняя челюсть, отдельные позвонки; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Материал. Голотип.

Род **Phrynosomimus Alifanov, 1996**

Phrynosomimus: Алифанов, 1996, с. 114; Алифанов, 2012б, с. 108.

Типовой вид – Phrynosomimus asper Alifanov, 1996; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Череп длиной около 12 мм, субтреугольный по форме, с короткой предорбитальной частью. Остеодермальная скульптура высокая, особенно на чешуйчатых костях. Чешуйчатые кости вертикально расширены и сильно изогнуты медиально. Скуловые дуги массивные. Нёбные стержни узкие. Сошники короткие. Нёбные кости вовлечены в образование обширной межптеригоидной ямы. Сошниковые отростки крыловидных костей длинные, но контакта с сошниками не образуют. Зубные кости в симфизной области узкие. Пластинчатые кости рострально достигают уровня передней четверти зубного ряда. Зубы мелкие (особенно в начале зубного ряда), расположены с промежутками. На верхнечелюстных костях не менее 15 приросших зубов, не менее пяти из них входят в состав “коренной” серии. Максиллярных "клыков" не менее двух.

Видовой состав. Типовой вид.

Phrynosomimus asper Alifanov, 1996

Рис. 121; табл. XXVI, фиг. 4, 5

Phrynosomimus asper: Алифанов, 1996, с. 114, рис. 4, е, 6, в, 7, е, п; 2000, с. 84; Alifanov, 2000, p. 370; Gao, Norell, 2000, p. 36, fig. 11; Алифанов, 2012б, с. 109.

Голотип – ПИН, № 3142/318, почти полный череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Рис. 121. Череп и нижняя челюсть Phrynosomimus asper Alifanov, 1996, Priscagamidae; голотип ПИН, № 3142/318 (Алифанов, 1996, рис. 4, е, 6, в, 7, е, п; Алифанов, 2012б, рис. 62): *а, б* – череп сверху (*а*) и сбоку (*б*), *в, г* – правая ветвь нижней челюсти лабиально (*в*) и лингвально (*г*); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Поздний мел Южной Монголии**.**

Замечания. К. Гао и М. Норелл (Gao, Norell, 2000) указывают на опечатку в ссылке на рисунок голотипа Phrynosomimus asper Alifanov, 1996, которая появилась в английском переводе первоописания. Они также отмечают наличие на их образце (экз. IGM, № 3/81) 11–12 верхнечелюстных зубов, что вызывает сомнение в принадлежности их образца к Ph. asper. Однако зубной ряд у нового образца сохранился не полностью (не более девяти зубов) на верхнечелюстной и зубной костях. К сожалению, опубликованное изображение экз. IGM, № 3/81 (в работе представлена только фотография частично отпрепарированного черепа) не позволяет идентифицировать его точно. Кроме того, ряд замечаний носит сомнительный характер. Например, примечателен диагноз Ph. asper, в котором названные выше авторы (Gao, Norell, 2000, p. 36) указывают на аутапоморфии (видимо, среди прискагамид) этой формы: “череп короткий субтреугольный по форме” (на самом деле подобная форма характерна и для других прискагам, например, для Mimeosaurus crassus: экз. IGM, № 3/76); “наличие крошечных костных шипов на чешуйчатой и теменной кости” (имеются в виду остеодермальные бугорки, которые в той или иной степени выражены практически у всех прискагамид); “хорошо развитый медиальный отросток чешуйчатой кости отделяет надвисочную кость и супратемпоральный отросток теменной кости” (видимо, формулировка данного признака представляет собой нередактированный текст, поскольку морфологического смысла не содержит); “наличие робустного латерального расширения скуловой кости” (на образце этого четко не видно, но хорошо различимо у других прискагамид, например, у разных экземпляров Priscagama gobiensis Borsuk-Bialynicka et Moody, 1984); “ретроартикулярный отросток нижней челюсти короткий и латерально сжат” (на самом деле он сжат дорсовентрально, с небольшим поворотом вовнутрь, что видно на опубликованной в обсуждаемой работе фотографии голотипа).

Вместе с тем представленный в К. Гао и М. Норрелом образец (экз. IGM, № 3/81), более полный, чем голотип Phrynosomimus asper Alifanov, 1996, демонстрирует некоторые неизвестные ранее детали строения нёба и посткраниального скелета. По ним можно установить Т-образное строение межключиц и бумеранговидную форму ключиц.

Материал. Голотип; экз. IGM, № 3/81, череп (местонахождение Хульсан); экз. IGM, № 3/82, 83, фрагментарные черепа (Ухаа-Толгод); Монголия, Южно-Гобийский аймак; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

ИНФРАОТРЯД AGAMOGNATHA ALIFANOV, 2000

Диагноз. Остеодермальная скульптура костей крыши черепа отсутствует. Супраангулярный отросток зубных костей расположен дорсальнее переднего супраангулярного отверстия. Короноидный отросток зубных костей обычно выражен и налегает на лабиальную поверхность венечных костей. Лабиальный отросток венечных костей отсутствует. Зигосфен-зигантрального сочленения нет.

Состав. Микроотряды: Polyglyphanodontia Alifanov, 2000; поздний мел Северной Америки, Азии и Европы; Pachyglossa Cope, 1900; поздний мел Южной Америки, поздний мел–современность Азии; палеоген Северной Америки; палеоген–современность Европы; плейстоцен–современность Африки и Австралии.

Замечания. Инфраотряд Agamognatha объединяет ящериц с уникальной комбинацией признаков нижней челюсти. Как и в других, в нём представлены микроотряды, которые отличаются разными типами нёба: платинотопалатинарным (Polyglyphanodontia) и диплоглоссопалатинарным (Pachyglossa). Дивергенция инфраотряда, кроме нёба, шла также по характеру преобразования формы (лабиолингвального или ростроокципитального уплощения), прикрепления (сублевродонтного или гиперплевродонтного) и ограничения сменности зубов, но не в направлении гетеродонтии, которая проявляется в полной мере только в рамках одного семейства – Agamidae, имеющего лишь кайнозойский возраст, и не в направлении “акродонтии” (термин, как сообщалось выше, не несёт ясного морфологического и типологического содержания и, с нашей точки зрения, не имеет практического значения).

МИКРОТРЯД POLYGLYPHANODONTIA ALIFANOV, 2000

Диагноз. Лобные кости парные и формируют связь с верхнечелюстными костями. Нёбный комплекс платинотопалатинарный. Алярный отросток переднеушных костей развит. Зубы анизодонтные, субплевродонтные по прикреплению. Их основания всегда поперечно расширены. Верхнечелюстные зубы входят в промежуток между соседними зубами нижней челюсти. Тип замены игуанидный.

Состав. Семейства: Polyglyphanodontidae Gilmore, 1942; альб–поздний мел Северной Америки, поздний мел Европы; Adamisauridae Sulimski, 1978; поздний мел Монголии и Китая.

Замечания. Микроотряд Polyglyphanodontia представлен в позднем мелу трёх северных континентов, а некоторые его представители достигли необычной для ящериц сложности строения зубов, которые иногда напоминают многобугорчатостью зубы млекопитающих из-за формирования воротничковой области, ставшей основанием для развития дополнительных вершинок.

В позднемеловом семействе Polyglyphanodontidae нами рассмотрены род Bicuspidon Nydam et Cifelli, 2002 из США и Венгрии (Makadi, 2006), а также североамериканские роды Polyglyphanodon Gilmore, 1940, Paraglyphanodon Gilmore, 1940, Peneteius Estes, 1969, Bicuspidon Nydam et Cifelli, 2002) и Dicothodon Nydam, 2002. Из них только первый описан по черепу. Два последних рода открыты в альб–сеноманских отложениях Северной Америки (Nydam, 2002; Nydam, Cifelli, 2002).

По двухвершинности и поперечной расширенности зубов Р. Эстес (Estes, 1969; 1983a) предположил родство известного по зубной кости Peneteius Estes, 1969 из позднего мела Северной Америки (Монтана) с современными Teius и Dicrodon, у которых передняя дополнительная вершинка зубов постепенно смещается лингвально в окципитальном направлении, тогда как двухвершинность у ископаемой формы – результат прогиба поперечной кромки расширенных зубов (Алифанов, 2000). Такой тип формирования двухвершинности виден в зубном ряду у позднемелового полиглифанодонтида Bicuspidon (Nydam, Cifelli, 2002). Кроме этого, у данной формы имеются глубокие ямки резорбции, как у Adamisaurus magnidentatus Sulimski, 1972 (Adamisauridae) из позднего мела Монголии. У последнего вида на новых зубах, еще находящихся в ямках резорбции, также виден медиальный эмалевый гребень, а часть действующих зубов имеет отчётливое поперечное расширение (иногда маскируется макродонтией).

Ранее представители полиглифанодонтий противоречиво классифицировали в составе игуаний (Gilmore, 1942; Sulimski, 1975) или сцинкоморф (Sulimski, 1972, 1978), в том числе в лацертоидном семействе Teiidae (Estes, 1983a). Морфологические особенности последней группы входят в противоречие с комплексом признаков типичных сцинкоморф, который оказывается стабильным с учётом древнейших ископаемых находок. Отчасти поэтому в некоторых современных работах, в том числе и наших (Алифанов, 2000, 2012б), представления Р. Эстеса не поддерживаются. Например, Дж. Конрад (Conrad, 2008) связал семейство Polyglyphanodontidae (Polyglyphanodon, ряд макроцефалозавров из семейств Cherminsauridae и Gilmoreteiidae) и ископаемую амфисбену рода Sineoamphisbaena (см. Macrocephalosauria) в составе сцинкоморного таксона Macroteiida (Lacertiformes). Ж. Готье и др. (Gauthier et al., 2012) приняли таксон Polyglyphanodontia в качестве базальных Scincogekkonomorpha и вне связи с Teiidae и Scincomorpha, но синонимизируя с Macrocephalosauria sensu Alifanov, 2000. Р. Нидам и др. (Nydam et al., 2007) виды с поперечно расширенными зубами обособили в трибе Polyglyphanodontini в рамках Polyglyphanodontinae (sensu Estes, 1983a). Последние вместе с макроцефалозаврами размещены также в кладистическом таксоне Borioteioidea (Gekkota), в положении сестринском к Teioidea (Teiidae, Gymnophthalmidae).

Семейство Adamisauridae Sulimski, 1978

Типовой род – Adamisaurus Sulimski, 1972; поздний мел Центральной Азии.

Диагноз. Все кости височных дуг уплощены дорсовентрально. Медиоокципитальный отросток чешуйчатых костей хорошо развит. Сошники контактируют с крыловидными костями. Ангулярный отросток зубных костей выражен. Зубы субконические, немногочисленные, не более восьми – девяти на верхнечелюстных костях. Задние зубы очень крупные, с увеличенными основаниями, которые вытянуты поперечно, что маскируется их луковицеобразной формой. Верхушки укрупнённых зубов несут латерально расположенный богорок.

Состав. Типовой род.

Замечания. До выделения семейства Adamisauridae А. Сулимский (Sulimski, 1972) классифицировал его типовой род в составе Agamidae на основании внешнего сходства зубной системы, допуская также родство с Conicodontosaurus Gilmore, 1943 (см. Mongolochamopidae) из позднего мела Монголии. Возможность классификации Adamisaurus Sulimski, 1972 в отдельном семействе также допускалась. Однако выделение семейства было произведено уже в рамках таксона Scincomorpha (Sulimski, 1978) и в родстве с Gilmoreteiidae (Macrocephalosauridae) и Polyglyphanodontidae (sensu Sulimski, 1975). При этом для семейства А. Сулимский (Sulimski, 1978) оговорил возможность независимого происхождения сходства с агамидами. Однако новая версия родства ископаемой группы со сцинкоморфами построена на признаках, характерных для многих групп ящериц (например, наличие ямок резорбции в основании зубов), но не имеющих стабильного проявления у сцинкоморф (например, наличие контакта верхнечелюстных и лобных костей, крупные наружнокрыловидные кости и др.).

Р. Эстес (Estes, 1983a), критикуя взгляды А. Сулимского, рассматривал Adamisaurus Sulimski, 1972 в составе его Polyglyphanodontinae (Teiidae). Похожей точки зрения придерживались К. Гао и М. Норелл (Gao, Norell, 2000), указывая на близость азиатской формы с Gilmoreteius Langer, 1998 и Polyglyphanodon Gilmore, 1940. Позднее попытки определить её родственные связи происходили попутно, обычно при реконструкции филогенеза ящериц кладистическим методом анализа. Например, Дж. Конрад (Conrad, 2008) ставит Adamisaurus Sulimski, 1972 в качестве базальной группы в его Polyglyphanodontidae. Ж. Готье и др. (Gauthier et al., 2012) рассматривают этот род в составе Polyglyphanodontia в качестве сестринского для пары Gilmoreteius Langer, 1998 и Polyglyphanodon Gilmore, 1940, но в положении более продвинутом, чем Gobinatus Alifanov, 1993 (Mongolochamopidae) и Pyramicephalosaurus Alifanov, 1988 (Pyramicephalosauridae).

Рис. 122. Реконструкция черепа и нижней челюсти Adamisaurus magnidentatus Sulimski, 1972, Adamisauridae (Алифанов, 2000, рис. 36; Alifanov, 2000, фиг. 18.6; Алифанов, 2012б, рис. 68): *а–в* – череп сверху (*а*), снизу (*б*) и сбоку (*в*), *г* – левая ветвь нижней челюсти лабиально; Монголия, Южно-Гобийский аймак; верхний мел, средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская и барунгойотская свита.

Род **Adamisaurus Sulimski, 1972**

Adamisaurus: Sulimski, 1972, p. 34; 1978, p. 44; Estes, 1983a, p. 78; Gao, Hou, 1996, p. 586; Алифанов, 2012б, с. 117.

Типовой вид – Adamisaurus magnidentatus Sulimski, 1972; поздний мел Южной Монголии и Северо-Восточного Китая.

Диагноз. Череп длиной до 25 мм. Теменное отверстие расположено на уровне лобно-теменного шва, но в поле теменной кости. Теменной отросток заднелобных костей выражен. Заднелобные и скуловые кости формируют контакт впереди заглазничных костей. Последние в состав орбит не входят, а их медиальный отросток расположен окципитальнее латерального отростка заднелобной кости. Лобно-теменной шов изогнутый. Скуловой отросток верхнечелюстных костей длинный и высокий. Восходящий отросток скуловых костей широкий. Постеровентральный отросток этих же костей небольшой, он всегда короче восходящего. Латерально слёзные кости тонкие. Заднелобные кости субтреугольные. Птеригоидный отросток наружнокрыловидных костей узкий, а латероокципитальный – обширный. Мандибулярный фланг нёбных стержней высокий. Угловые кости окципитально широкие и вместе с ангулярными отростками зубных костей тянутся назад к уровню заднего супраангулярного отверстия. Аддукторные впадины обширные. Зубов на верхнечелюстных и зубных костях по семь. Ямки резорбции крупные, особенно на увеличенных зубах. Последний закладывающийся зуб имеет нечётко выраженный латерально расположенный эмалевый гребень.

Видовой состав. Типовой вид.

Adamisaurus magnidentatus Sulimski, 1972

Рис. 122; табл. XXVII, фиг. 1–5

Adamisaurus magnidentatus: Sulimski, 1972, p. 36, pl. IV; fig. 1, 2; 1978, p. 45, pl. 12, fig. 1 –5, pl. 13, pl. 14; fig. 1–3; Estes, 1983a, p. 78, fig. 18, a–c, j; Gao, Hou, 1996, p. 586, fig. 4, c–f; Gao Norell, 2000, p. 53, fig. 15, 16; Alifanov, 2000, p. 376, fig. 18.6; Алифанов, 2000, рис. 36; Алифанов, 2012б, с. 117, рис. 68.

Голотип – ZPAL, № MgR-II/80, череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Баин-Дзак; верхний мел, нижний–средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская свита.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Поздний мел Южной Монголии и Северо-Западного Китая.

Замечания. К. Гао и М. Норелл (Gao, Norell, 2000) отмечают множество неточностей в описании Adamisaurus magnidentatus Sulimski, 1972 в работах А. Сулимского (Sulimski, 1972, 1978). В частности, у данного вида указано наличие двух премаксиллярных зубов (по Гао и Нореллу, их пять–шесть; по нашим данным – четыре), расположение теменного отверстия на лобно-теменном шве (оно находится в поле теменной кости, но на уровне лобно-теменного шва из-за формирования выростов лобных костей, налегающих на латеральные края теменной кости), укороченность угловых костей и углового отростка зубных костей (в реальности они разрастаются назад до уровня заднего супраангулярного отверстия). Вместе с тем, Гао и Л. Хоу (Gao, Hou, 1996) писали о вариациях строения окципитального отростка скуловой кости у A. magnidentatus, ссылаясь на 17 образцов этого вида, обнаруженных на местонахождении Баян-Мандаху (Внутренняя Монголия, Китай).

К числу ранее не обсуждавшихся морфологических особенностей Adamisaurus magnidentatus Sulimski, 1972 можно отнести вентральное смещение окципитального конца угловых костей и положение их рострального конца на уровне предпоследнего зуба, на наличие явного медиолатерального расширения части укрупненных зубов и латерального гребня у некоторых молодых зубов. На одном из образцов из коллекции ПИН РАН на каждой ветви нижней челюсти удается установить девять зубов и удлинённый окципитальный отросток скуловой кости. Морфологические вариации не исключают возможность выделения в роде более одного вида.

Р. Эстес (Estes, 1983a) отмечал у Adamisaurus magnidentatus Sulimski, 1972 наличие септы автотомии на хвостовых позвонках. В первоописании А. Сулимский допускал для этого вида роющий образ жизни, исходя из широкой и покатой носовой области черепа. С нашей точки зрения, для такого допущения морфологических данных недостаточно. Сточенность наиболее крупных челюстных зубов свидетельствует о грубом корме и замедленном ходе процесса их смены.

Материал. Голотип; экз. ZPAL, № MgR-49, № MgR-II/50, неполные черепа (местонахождение Баин-Дзак); экз. IGM, № 3/116–№ 3/122, черепа разной степени сохранности (Тугрикийн-Ширэ); экз. ZPAL, № MgR-I/13, № MgR-I/42, черепа; экз. ZPAL, № MgR-I/35, фрагмент нижней челюсти (Нэмэгэту и Хульсан); экз. ZPAL, № MgR-III/1, № MgR-III/5, № MgR-III/14, № MgR-III/23–№ MgR-III/27, черепа разной степени сохранности; экз. ПИН, № 3142/353–№ 3142/356, черепа разной степени сохранности (Хермин-Цав); экз. IGM, № 3/96–№ 3/115, черепа разной степени сохранности (Ухаа-Толгод и ряд примыкающих обнажений); Монголия, Южно-Гобийский аймак; верхний мел, нижний–средний кампан, джадохтская (Баин-Дзак, Тугрикийн-Ширэ) и барунгойотская (Нэмэгэту, Хульсан, Хермин-Цав, Ухаа-Толгод) свиты.

МИКРООТРЯД PACHYGLOSSA COPE, 1900

Диагноз. Лобные кости непарные. Заднелобные кости утрачены, а медиальный отросток заглазничных костей контактирует с осевыми костями крыши черепа. Тип нёба диплоглоссопалатинарный. Алярный отросток переднеушных костей не развит. Пластинчатые кости часто редуцированы. Угловые кости расположены вентральнее пластинчатых костей и обычно пересекают рострально уровень задней трети зубного ряда. Зубы лабиолингвально уплощены. Выражена тенденция к формированию анизодонтности, гетеродонтности и гемиплевродонтности. Верхнечелюстные зубы при смыкании челюстей располагаются ниже и латеральнее нижнечелюстных.

Состав. Семейства: Isodontosauridae Alifanov, 1993; поздний мел Центральной Азии и Южной Америки; Changjiangosauridae Hou, 1976; средний палеоцен–ранний эоцен Центральной Азии; Uromastycidae Theobald, 1868; ранний эоцен Центральной Азии и Индостана, нижний олигоцен Европы, современность Южной Азии и Северной Африки; Agamidae Spix, 1825; средний палеоцен–современность Азии, средний палеоцен–эоцен Северной Америки; эоцен–олигоцен Европы; плейстоцен–современность Европы, Африки и Австралии.

Замечания. Эволюция группы тесно связана с преобразованиями в строении зубной системы, признаки которой входят в диагнозы всех семейств микроотряда. При этом нами термин “акродонтия” не используется, поскольку, как уже отмечалось выше, в том числе и в главе I, он не имеет однозначного определения и не может рассматриваться наряду с основными типами прикрепления (текодонтия, плевродонтия). Кроме этого, типичная для современных форм гетеродонтия с выделением зубов клыкообразной серии представлена только у форм семейств Uromastycidae и Agamidae. У других меловых и палеогеновых пахиглосс гетеродонтия имеет неполное выражение или отсутствует.

Семейство Isodontosauridae Alifanov, 1993

Типовой род – Isodontosaurus Gilmore, 1943; поздний мел Южной Монголии и Северного Китая.

Диагноз. Пластинчатые кости крупные. Зубы эу- и гиперплевродонтные. По форме они лопаткообразные с узким и низким основанием и расширенной верхушкой. Последняя округлая по верхнему краю. В основании зубов ямки резорбции выражены. Замена зубов сохранялась.

Состав. Кроме типового, роды: Parauromastyx Alifanov, 2004; поздний мел Южной Монголии; Gueragama Simoes et al., 2015; поздний мел Южной Америки.

Замечания. Таксон сначала был установлен нами как подсемейство Agamidae s.l. (Alifanov, 1993), а затем как семейство, родственное современным Uromastycidae (Алифанов, 2000, 2004) и ископаемым Changjiangosauridae (Алифанов, 2012б). Эта широко распространённая в мелу группа представляет собой базальных пахиглосс (рис. 40), близких к предкам остальных семейств этой группы. О широком распространении изодонтозаврид свидетельствуют находки не только из позднего мела Монголии, но и Бразилии, что предполагает не азиатское, а, скорее всего, североамериканское происхождение этой группы.

Род **Isodontosaurus Gilmore, 1943**

Isodontosaurus: Gilmore, 1943, p. 382; Gao, Hou, 1996, p. 591; Алифанов, 2012б, с. 123.

Типовой вид – Isodontosaurus gracilis Gilmore, 1943; поздний мел Южной Монголии и Северо-Восточного Китая.

Диагноз. Длина черепа до 20 мм. Череп широкий. Глазницы относительно крупные. Наружнокрыловидные кости массивные. Ветви нижней челюсти высокие в средней части. Ангулярный отросток зубных костей скошен рострокраниально. Аддукторная яма небольшая. Зубы гиперплевродонтные по прикреплению. Их основания по высоте составляют почти половину высоты зуба. Верхняя кромка расширенных зубов округлая или притупленная. На зубных костях по 14–16 зубов.

Видовой состав. Типовой вид.

Isodontosaurus gracilis Gilmore, 1943

Рис. 123; табл. XXVIII, фиг. 1, 2

Isodontosaurus gracilis: Gilmore, 1943, p. 382, fig. 21; Estes, 1983a, p. 192, fig. 53, d; Gao, Hou, 1996, p. 591, fig. 8, a–c; Gao, Norell, 2000, p. 40, fig. 12, 13; Alifanov, 1993, p. 10, fig. 1; Alifanov, 2000, p. 372, fig. 18.3, c, d; Алифанов, 2000, с. 81, рис. 35; Алифанов, 2012б, с. 123, рис. 69.

Голотип – AMNH, № 6647, фрагмент левой ветви нижней челюсти; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Баин-Дзак; верхний мел, нижний–средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская свита.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Поздний мел Центральной Азией.

Замечания. В первоописании Isodontosaurus gracilis Gilmore, 1943 классифицирован в составе Anguidae на основании внешнего сходства зубов с Peltosaurus Cope, 1872 из олигоцена Северной Америки. С. МакДоуэлл и Ч. Богерт (McDowell, Bogert, 1954) допускали возможность связи этого вида со Scincidae. Ряд авторов рассматривал I. gracilis в разделе “Lacertilia incertae sedis” (Estes, 1983a; Gao, Hou, 1996). К. Гао и М. Норелл (Gao, Norell, 2000), изучив серию новых находок из Монголии, отнесли этот вид к Iguania incertae sedis, противоречиво указывая на отсутствие понимания его родственных связей и на сходство с Uromastyx. В более поздних работах I. gracilis признан сестринским таксоном по отношению к Iguania в целом (Conrad, Norell, 2007) или представлен внешней группой акродонтных ящериц, более базальной, чем Priscagamoidea (Conrad, 2008). Ж. Готье и др. (Gauthier et al., 2012) рассматривают вид в отдельном семействе и в родстве с позднемеловыми Zapsosaurus Gao et Norell, 2000 и Polrussia Borsuk-Bialynicka et Alifanov, 1991 (см. Iguanomorpha).

Нами (Alifanov, 1993; Алифанов, 2000, 2004, 2012б) Isodontosaurus gracilis Gilmore, 1943 охарактеризован как представитель Pachyglossa на основании изучения черепов этого вида из сборов Совместной Польско-Монгольской палеонтологической экспедиции на местонахождении Баин-Дзак, хранящихся в фондах Института палеобиологии ПАН (материалы для ознакомления любезно предоставила проф. М. Борсук-Бялыницка). Вывод основан на неодонтологических признаках: вентральное положение угловых костей по отношению к пластинчатым костям, наличие вентрального выступа нижнечелюстных ветвей, высокий короноидный отросток зубных костей и положение супраангулярного отростка последних выше переднего супраангулярного отверстия.

Из позднего мела Внутренней Монголии в Китае (Баян-Мандаху) также указана находка Isodontosaurus gracilis Gilmore, 1943 (Gao, Hou, 1995b, 1996).

Материал. Голотип; экз. ZPAL, № MgR-II/39, фрагментарный череп (местонахождение Баин-Дзак); экз. IGM, № 3/84–№ 3/89, черепа разной полноты и сохранности (Ухаа-Толгод); экз. IGM, № 3/90, неполный череп (Зос); экз. IGM, № 3/91–№ 3/94, черепа разной сохранности и полноты (Тугрикийн-Ширэ); Монголия, Южно-Гобийский аймак; верхний мел, нижний–средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская (Баин-Дзак, Тугрикийн-Ширэ) и барунгойотская (Ухаа-Толгод, Зос) свиты.

Род **Parauromastyx Alifanov, 2004**

Parauromastyx: Алифанов, 2004, с. 89; Алифанов, 2012б, с. 123.

Типовой вид – Parauromastyx gilmorei Alifanov, 2004; поздний мел Южной Монголии.

Диагноз. Череп длиной 15 мм. Орбиты и верхние височные окна крупные. Рострально лобная кость почти в четыре раза у́же ее теменного конца. Носовые кости очень небольшие. Между ними глубоко вклинивается восходящий отросток предчелюстной кости. Дорсальный отросток верхнечелюстных костей невысокий. Скуловые кости крупные и широкие. Вентральный выступ ветвей нижней челюсти сглаженный. Угловые кости окципитально достигают уровня нижнечелюстных мыщелков. Ангулярный отросток зубных костей отчётливый. Зубы эу- и гиперплевродонтные, увеличиваются ростроцикципитально. Их зауженное основание составляет почти половину высоты зуба. Верхушка большинства зубов имеет двухвершинное строение. На нижней челюсти дополнительная вершинка выражена ростральнее, а на верхней – окципитальнее основной. Апикальный край последних зубов округлый без дополнительных вершинок. На верхнечелюстных костях по 12–13, а на зубных костях по 13–14 зубов.

Видовой состав. Типовой вид.

Parauromastyx gilmorei Alifanov, 2004

Рис. 124; табл. XXVIII, фиг. 3, 4

Parauromastyx gilmorei: Алифанов, 2004, с. 90, рис. 2; Алифанов, 2012б, с. 124, рис. 70.

Голотип – ZPAL, № 5/301, череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Баин-Дзак; верхний мел, нижний–средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская свита.

Рис. 123. Череп и нижняя челюсть Isodontosaurus gracilis Gilmore, 1943, Isodontosauridae: *а* – череп сверху, *б* – то же сбоку (с левой ветвью нижней челюсти), *в* – правая ветвь нижней челюсти лингвально; экз. ZPAL, № MgR-II/39 (Alifanov, 1993, фиг. 1; Алифанов, 2000, рис. 35; Alifanov, 2000, рис. 18.3, c, d; Алифанов, 2012б, рис. 69, а–в), *г* – фрагмент левой ветви нижней челюсти; голотип AMNH, № 6647 (Gilmore, 1943, фиг. 21, b; Алифанов, 2012, рис. 69, г); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Баин-Дзак; верхний мел, нижний–средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская свита.

Рис. 124. Череп и нижняя челюсть Parauromastyx gilmorei Alifanov, 2004, Isodontosauridae; голотип ZPAL, № 5/301 (Алифанов, 2004, рис. 2, а–д; Алифанов, 2012б, рис. 70): *а* – череп сверху, *б* – то же сбоку (с левой ветвью нижней челюсти), *в* – правая ветвь нижней челюсти лингвально; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Баин-Дзак; верхний мел, нижний–средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская свита.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Поздний мел Южной Монголии.

Материал. Голотип.

Isodontosauridae gen. indet.

Рис. 125

Sauria indetermined: Gilmore, 1943, p. 383, fig. 22; Алифанов, 2012б, с. 124.

Материал. Экз. AMNH, № 6656, фрагмент черепа и нижней челюсти без нёба и крыши; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Баин-Дзак; верхний мел, нижний–средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская свита.

Замечания. Представленный Ч. Гилмором (Gilmore, 1943) образец из сборов Центральноазиатской экспедиции Американского музея естественной истории (Нью-Йорк) принадлежит близкой к Isodontosaurus Gilmore, 1943 форме, судя по уплощённым, видимо, гиперплевродонтным зубам с зауженным основанием, вентролатеральному смещению верхнечелюстных зубов по отношению к нижнечелюстным зубам, наличию выступа угловых костей на ветвях нижней челюсти. От других видов семейства экземпляр отличается ланцетовидной формой зубов.

Рис. 125. Ростролатеральный фрагмент черепа и нижней челюсти Isodontosauridae gen. indet. лабиально (*а*) и лингвально (*б*); экз. AMNH, № 6656 (Gilmore, 1943, фиг. 22); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Баин-Дзак; верхний мел, нижний–средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская свита.

Семейство Changjiangosauridae Hou, 1976

Типовой род – Changjiangosaurus Hou, 1976; поздний палеоцен Китая.

Диагноз. Носовые отверстия крупные. Премаксиллярный отросток верхнечелюстных костей высокий и узкий при виде сбоку. Короноидный отросток зубной кости высокий. Нижний край зубных костей не утолщён. Ветви нижней челюсти массивные, нередко формируют вентральный (угловой) выступ, иногда преобразованный в крупный отросток. Прикрепление нижнечелюстных зубов субплевродонтное. Клыкообразных зубов нет. Сменность утрачена. Верхняя часть зубов лопаткообразная. Передний край узкого основания скошен сильнее заднего. Эмаль на зубах утолщена, иногда развита сильнее с внешней стороны на верхнечелюстных и с внутренней стороны на нижнечелюстных зубах.

Состав. Подсемейства: Changjiangosaurinae Hou, 1976 n.comb.; средний палеоцен–средний эоцен Центральной Азии; Graminisaurinae Alifanov, subfam. nov.; средний эоцен Монголии.

Замечания. Первые виды семейства Changjiangosauridae – Changjiangosaurus huananensis Hou, 1976 и Qianshanosaurus huangpuensis Hou, 1974 – описаны по находкам ветвей нижней челюсти из позднего палеоцена отложений Китая (Аньхой). В первоописаниях Q. huangpuensis классифицирован в составе Iguanidae (Hou, 1974), а Ch. huananensis – в семействе Changjiangidae (Hou, 1976). Позднее Р. Эстес (Estes, 1983a) указал на возможную близость двух вышеназванных форм друг к другу и к сцинкоморфам, но формально рассматривал их среди Lacertilia incertae sedis из-за фрагментарности находок. Отметив ошибку в названии семейства (правильно Changjiangosauridae), тот же автор также не исключал теоретическую возможность реального существования этой группы. Недавно типовой род семейства был переизучен (Dong et al., 2016) со скепсисом в сторону его связи с пахиглоссами и с какими-либо другими ящерицами, но в отрыве от данных по другим формам подобного морфологического типа.

К указанной группе форм близок Creberidentat henanensis Li, 1996 из среднего эоцена Китая (провинция Хэнань), включённый в первоописании в состав Anguidae (Anguimorpha) без особых оснований (Li, 1991a). Общими для последней формы и Qianshanosaurus huangpuensis Hou, 1974 (детали строения с Changjiangosaurus huananensis Hou, 1976 сопоставить не удается из-за неполноты материалов) являются массивные зубные кости, редкая для ящериц листовидная форма зубов и отсутствие регулярной гемиплевродонтии. На связь трёх названных выше палеогеновых форм с неигуанотными игуаниями указывает положение супраангулярного отростка зубных костей дорсальнее переднего супраангулярного отверстия (установлено точно у C. henanensis), а на родство с

Pachyglossa – массивность угловых костей, их вентральное расположение относительно пластинчатых костей (отмечено у Ch. huananensis и Q. huangpuensis) и наличие высокого короноидного отростка (установлен у C. henanensis и Q. huangpuensis) зубных костей. При этом крупные носовые отверстия, вертикализованный премаксиллярный отросток верхнечелюстной кости (известно у C. henanensis), редукция параартикулярных отростков ветвей нижней челюсти, лингвально выделенное основание зубов (выявлено у Q. huangpuensis и C. henanensis), утолщение эмали, отсутствие сменности, проявления гемиплевродонтии и субплевродонтии указывают на продвинутость Changjiangosauridae по отношению к позднемеловым Isodontosauridae. От других Pachyglossa представители Changjiangosauridae отличает эу- и субплевродонтный тип прикрепления зубов. По отсутствию гетеродонтии последнее семейство не может быть непосредственно сближено с пахиглоссами современных семейств Uromastycidae и Agamidae.

В настоящей работе семейство разделено на два надсемейства: Changjiangosaurinae nov. comb. и Graminisaurinae subfam. nov. Обе группы отличны друг от друга строением зубов, уплощённых ростро-окципитально в основании в одном случае и расширенных лабио-лингвально в другом. Не исключено, что они являются самостоятельными семействами, о чём судить уверенно пока затруднительно из-за отсутствия сколь-нибудь полных материалов.

В палеогене Азии Changjiangosauridae являлись одной из наиболее многочисленных и разнообразных групп ящериц, наряду с Uromastycidae (в неогене роль доминант переходит к Agamidae).

Подсемейство Changjiangosaurinae Hou, 1976 n. comb.

Диагноз. Зубы многочисленные, относительно челюстной кости небольшие и расширены в основании ростроокципитально. Зубные кости и нижние челюсти в целом массивные. На них формируется ангулярный выступ, образованный зубной и угловыми костями.

Состав. Кроме типового, роды: Qianshanosaurus Hou, 1974, поздний палеоцен Китая; Creberidentat Li, 1991, средний эоцен Китая; Khaichinsaurus Alifanov, 2009; Lentisaurus Alifanov, 2009; средний эоцен Монголии.

Род **Khaichinsaurus Alifanov, 2009**

Khaichinsaurus: Алифанов, 2009, с. 71; Алифанов, 2012б, с. 120.

Типовой вид – Khaichinsaurus reshetovi Alifanov, 2009; средний эоцен Южной Монголии.

Диагноз. Челюстные кости массивные, достигают 30 мм в длину. Медиальный край окципитального отростка верхнечелюстных костей скошен лигвально. Симфизная фасетка зубных костей вертикализована, фланг субдентального гребня очень высокий. На парных челюстных костях по 25 и 26 зубов соответственно. Зубы тесно посажены. Уплощённая часть коронки значительно выше лингвального основания. Передние зубы на челюстях немного крупнее последующих. Три последних верхнечелюстных зуба крупнее предыдущих; в отличие от остальных, они негемиплевродонтные. Нижнечелюстные зубы второй половины ряда наклонены назад и изогнуты дугообразно.

Видовой состав. Типовой вид.

Khaichinsaurus reshetovi Alifanov, 2009

Табл. XXIX, фиг. 1–7

Khaichinsaurus reshetovi: Алифанов, 2009, с. 71, табл. X, фиг. 1а–1з; Алифанов, 2012б, с. 120, табл. VII, фиг. 1–4.

Голотип – ПИН, № 3107/227, почти полные левые верхнечелюстная и зубная кости, фрагмент задней части правой надугловой кости; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хайчин-Ула II; средний эоцен, свита хайчин, пачка хайч.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Материал. Голотип; экз. ПИН, № 3107/229, часть верхнечелюстной кости без зубов; экз. ПИН, № 3107/230–№ 3107/232, фрагменты зубных костей; типовое местонахождение.

Род **Lentisaurus Alifanov, 2009**

Lentisaurus: Алифанов, 2009, с. 72; Алифанов, 2012б, с. 120.

Типовой вид – Lentisaurus giganteus Alifanov, 2009; средний эоцен Южной Монголии.

Диагноз. Длина верхнечелюстных костей более 40 мм. Носовые отверстия относительно крупные. Премаксиллярный отросток верхнечелюстных костей длиннее дорсального. Переход от дорсального отростка к премаксиллярному отростку угловатый. При виде сверху ось скулового отростка верхнечелюстных костей отогнута латерально от оси самой кости на небольшой угол. Вершина супрадентального гребня расположена на уровне середины зубного ряда. Число верхнечелюстных зубов – 25–26. Гемиплевродонтия выражена и усилена на зубах, расположенных в средней части ряда. Базально все зубы расширены поперечно с увеличением расширения окципитально. Межзубных диастем нет. При виде сбоку зубы высокие и узкие. Лингвально основание зубов заужено, по высоте оно меньше верхушечной части.

Видовой состав. Типовой вид.

Lentisaurus giganteus Alifanov, 2009

Табл. XXIX, фиг. 8–10

Lentisaurus giganteus: Алифанов, 2009, с. 73, табл. X, фиг. 2а–2в; Алифанов, 2012б, с. 121; табл. VII, фиг. 5–7.

Голотип – ПИН, № 3107/ 226, фрагмент левой верхнечелюстной кости; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хайчин-Ула II; средний эоцен, свита хайчин, пачка хайч.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Судя по размерам крупной верхнечелюстной кости, длина черепа у Lentisaurus giganteus Alifanov, 2009 могла достигать 10–12 см, что делает этот вид самым крупным в составе семейства. По большему числу зубов, поперечному расширению их базальной части, незначительной лингвально выделенных высоте оснований, взаимной сближенности и общими крупными размерами L. giganteus близок к Khaichinsaurus reshetovi Alifanov, 2009 и Creberidentat henanensis Li, 1991. Не исключено, что к этой группе примыкает Changjiangosaurus huananensis Hou, 1976.

Материал. Голотип.

Подсемейство Graminisaurinae Alifanov, subfam. nov.

Типовой род – Graminisaurus Alifanov, 2009; средний эоцен Монголии.

Диагноз. Зубы относительно немногочисленные (не более 13–15), их основания лабио-лингвально сжаты.

Состав. Кроме типового, роды Acrodontopsis Alifanov, 2009; Agamimus Alifanov, 2009; Graminisaurus Alifanov, 2009; Lavatisaurus Alifanov, 2009; средний эоцен Южной Монголии.

Род **Graminisaurus Alifanov, 2009**

Graminisaurus: Алифанов, 2009, с. 73; Алифанов, 2012б, с. 121.

Типовой вид – Graminisaurus interruptus Alifanov, 2009; средний эоцен Южной Монголии.

Диагноз. Зубные кости вытянутые, длиной 18 мм. Их короноидный отросток широкий в основании. Фланг субдентального гребня примерно равен высоте зубов средней части ряда. На зубных костях по 13 сравнительно крупных зубов, которые постепенно увеличиваются по высоте и ростроокципитальной ширине спереди назад. Плечи центральной вершинки широкие и симметричные. Основания зубов высокие и уплощены лабиолингвально. Три последних нижнечелюстных зуба примерно равны по высоте, но отличаются друг от друга увеличением продольной ширины их оснований.

Видовой состав. Типовой вид.

Graminisaurus interruptus Alifanov, 2009

Табл. XXX, фиг. 1, 2

Graminisaurus interruptus: Алифанов, 2009, с. 74, табл. XI, фиг. 1а, 1б; Алифанов, 2012б, с. 121; табл. VIII, фиг. 1, 2.

Голотип – ПИН, № 3107/234, правая зубная кость; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хайчин-Ула II; средний эоцен, свита хайчин, пачка хайч.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Материал. Голотип.

Род **Agamimus Alifanov, 2009**

Agamimus: Алифанов, 2009, с. 74; Алифанов, 2012б, с. 121.

Типовой вид – Agamimus gracilis Alifanov, 2009; средний эоцен Южной Монголии.

Диагноз. Длина верхнечелюстных и зубных костей не более 10 мм. В области соединения супрадентального гребня и дорсального отростка верхнечелюстных костей сформирована глубокая выемка. Рострально зубные кости узкие. Фланг их субдентального гребня низкий на всем протяжении. Симфизная фасетка овальная, ее длинный диаметр ориентирован почти горизонтально. На зубных костях по 10 лабиолингвально уплощённых зубов. Зубы второй половины ряда заметно увеличиваются в размерах назад. Заострённая верхушка наиболее крупных зубов по высоте чуть меньше их оснований. Кроме нескольких передних, верхнечелюстные зубы гемиплевродонтные. Гемиплевродонтия усиливается в окципитальном направлении.

Видовой состав. Типовой вид.

Agamimus gracilis Alifanov, 2009

Табл. XXX, фиг. 3, 4

Agamimus gracilis: Алифанов, 2009, с. 75, табл. XI, фиг. 2а, 2б; Алифанов, 2012б, с. 121; табл. VIII, фиг. 3, 4.

Голотип – ПИН, № 3107/280, правая зубная кость; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хайчин-Ула II; средний эоцен, свита хайчин, пачка хайч.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Agamimus gracilis Alifanov, 2009 – один из самых массовых видов ящериц в Хайчин-Уле II.

Материал. Голотип; экз. ПИН, № 3107/276–№ 3107/279, верхнечелюстные кости; экз. ПИН, № 3107/281–№ 3107/306, фрагментарные и полные зубные кости; типовое местонахождение.

Род **Lavatisaurus Alifanov, 2009**

Lavatisaurus: Алифанов, 2009, с. 75; Алифанов, 2012б, с. 121.

Типовой вид – Lavatisaurus elegans Alifanov, 2009; средний эоцен Южной Монголии.

Диагноз. Умеренно массивные зубные кости, которые в средней части превышают высоту зубов примерно в 2.5–3 раза. Длина зубной кости 14.5 мм. Фланг субдентального гребня по высоте заметно больше самых крупных зубов. На зубных костях по 10–11 увеличивающихся назад и полностью уплощённых лабиолингвально зубов с высокими лингвально выделенными основаниями. По переднему и заднему краям лингвальной стороны зубов сформированы валикообразные утолщения с образованием ограничивающих их желобков.

Видовой состав. Типовой вид.

Lavatisaurus elegans Alifanov, 2009

Табл. XXX, фиг. 5, 6

Lavatisaurus elegans: Алифанов, 2009, с. 75, табл. XI, фиг. 3а, 3б; Алифанов, 2012б, с. 122; табл. VIII, фиг. 5, 6.

Голотип – ПИН, № 3107/257, левая зубная кость; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хайчин-Ула II; средний эоцен, свита хайчин, пачка хайч.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Как и Agamimus gracilis Alifanov, 2009, находки остатков этого вида в Хайчин-Уле II носят массовый характер.

Материал. Голотип; экз. ПИН, № 3107/252–№ 3107/256, № 3107/258–№ 3107/275, зубные кости; типовое местонахождение.

Род **Acrodontopsis Alifanov, 2009**

Acrodontopsis: Алифанов, 2009, с. 76; Алифанов, 2012б, с. 122.

Типовой вид – Acrodontopsis robustus Alifanov, 2009; средний эоцен Южной Монголии.

Диагноз. Зубные кости массивные с высоким флангом субдентального гребня. В средней части зубного ряда по высоте они составляют 7 мм. В средней части они более чем в два раза выше зубов. На зубных костях по 11–12 невысоких, лабиолингвально уплощённых и постепенно увеличивающихся по высоте и ширине в окципитальном направлении зубов. Их лингвальное основание высокое и широкое. Плечи центральной вершинки асимметричные: переднее немного шире и ниже заднего. Лингвально по передней и задней кромкам зубов формируются эмалевые валики, разделённые желобками.

Видовой состав. Типовой вид.

Рис. 126. Зубные кости Graminisaurinae gen. indet. 1: *а, б* – левая зубная кость (ZIN PH, № 1/1; Averianov, Danilov, 1996, фиг. 1 a, b) лабиально (*а*) и лингвально (*б*), *в, г* – фрагмент правой зубной кости с зубами (ZIN PH, № 2/1; Averianov, Danilov, 1996, фиг. 2 a, b) лабиально (*а*) и лингвально (*б*); Киргизстан, Баткенская обл., Ляйлякский район, местонахождение Андарак 2; палеоген, ранний эоцен, нижний ипр, нижнеалайский подгоризонт.

Acrodontopsis robustus Alifanov, 2009

Табл. XXX, фиг. 7, 8

Acrodontopsis robustus: Алифанов, 2009, с. 76, табл. XI, фиг. 4а, 4б; Алифанов, 2012б, с. 122; табл. VIII, фиг. 7, 8.

Голотип – ПИН, № 3107/246, правая зубная кость; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хайчин-Ула II; средний эоцен, свита хайчин, пачка хайч.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Acrodontopsis robustus Alifanov, 2009 отличается исключительной массивностью зубных костей и большой высотой фланга субдентального гребня зубных костей. Судя по асимметричным плечам центральной вершинки, развитию широкого основания, валиков и желобков на лингвальной стороне зубов, этот вид близок к Lavatisaurus elegans Alifanov, 2009. Робустность указывает на жёсткость используемого в пищу типа корма. Такой, возможно, была растительность.

Материал. Голотип; экз. ПИН, № 3107/235–№ 3107/245, № 3107/247–№ 3107/251, фрагменты зубных костей; типовое местонахождение.

Graminisaurinae gen. indet. 1

Рис. 126 *а, б*

Uromastycidae gen. et sp. indet.: Averianov, Danilov, 1996, p. 740, fig. 1–6;
Changjiangosauridae gen. indet.: Алифанов, 2012б, с. 122.

Материал. Экз. ZIN PH, № 1–№ 4/1, № 6/1, № 8/1, фрагменты зубных костей; Киргизстан, Баткенская обл., Ляйлякский район, местонахождение Андарак 2; палеоген, ранний эоцен, нижний ипр, нижнеалайский подгоризонт.

Замечания. Данный образец из Андарака 2 позволят уверенно установить его принадлежность к пахиглоссам. Выявляемые у него признаки гетеродонтии и наличие вытянутого и зауженного основания зубов характерны не для Uromastycinae (Agamidae), как было указано (Averianov, Danilov, 1996), а для Changjiangosauridae. По числу и размерам зубов данная форма близка к Graminisaurus, т.е. принадлежит к Graminisaurinae.

Graminisaurinae gen. indet. 2

Рис. 126 *в, г*

Agamidae subfam. gen. et sp. indet. 1: Averianov, Danilov, 1996, p. 745, fig. 2 a, b; Алифанов, 2012б, с. 128.

Материал. Экз. ZIN PH, № 2/1, фрагмент правой зубной кости; Кыргызстан, Баткенская обл., Ляйлякский район, местонахождение Андарак 2; палеоген, ранний эоцен, нижний ипр, нижнеалайский подгоризонт.

Замечания. Находка представляет собой фрагмент зубной кости с тремя последними гемплевродонтными зубами, из которых предпоследний увеличен. Все зубы имеют суженное и немного асимметричное основание, как у Graminisaurinae.

Graminisaurinae gen. indet. 3

Рис. 127

Agamidae subfam. gen. et sp. indet 2: Averianov, Danilov, 1996, p. 746, fig. 8; Алифанов, 2012б, с. 129.
Pachyglossa fam. indet.: Алифанов, 2012б, с. 129.

Материал. Экз. ZIN PH, № 7/1, фрагмент правой зубной кости; Кыргызстан, Баткенская обл., Ляйлякский район, местонахождение Андарак 2; палеоген, ранний эоцен, нижний ипр, нижнеалайский подгоризонт.

Замечания. Данная форма необычна развитием воротничкового утолщения в основании срощенных с зубной костью зубов. Фрагментарность образца не позволяет сделать уверенного определения. Однако субплевродонтный, судя по изображению, тип прикрепления относительно крупных зубов допускает принадлежность данной формы к Graminisaurinae. Находка, возможно, принадлежит самостоятельному роду, судя по необычному шапочкообразному расположению эмалевого слоя.

Рис. 127. Фрагмент правой зубной кости Graminisaurinae gen. indet. 3 лабиально (*а*) и лингвально (*б*), ZIN PH, № 7/1 (по: Averianov, Danilov, 1996, фиг. 8 a, b); Кыргызстан, Баткенская обл., Ляйлякский район, местонахождение Андарак 2; палеоген, ранний эоцен, нижний ипр, нижнеалайский подгоризонт.

Семейство Uromastycidae Theobald, 1868

Типовой род – Uromastyx Merrem, 1820.

Диагноз. Короноидный отросток зубных костей высокий. Нижняя кромка зубных костей не утолщена. Гетеродонтия и гемиплевродонтия отчетливо развиты. Клыковидные зубы на верхнечелюстных костях отсутствуют. Нижнечелюстные “клыки” всегда сформированы, по высоте небольшие. Остальные зубы разделены на пре- и постнатальную серии. Основание этих зубов V- или Y - образные.

Состав. Кроме типового**,** роды: Pseudotinosaurus Alifanov, 1991; средний эоцен Монголии, Китая; ранний эоцен Индии; Indiagama Rana et al., 2013; ранний эоцен Индии Brevidensilacerta Li, 1991; средний эоцен Китая; Mergenagama Gao et Dashzeveg, 1999; Talosaurus Gao et Dashzeveg, 1999; Zephyrosaurodion Gao et Dashzeveg, 2000; средний эоцен Монголии; Palaeochamaeleo De Stefano, 1903; ранний олигоцен Франции.

Замечания. Разделить традиционное семейство Agamidae s.l. на два – Agamidae s.str. и Uromastycidae – предложил С. Муди (Moody, 1980). При этом последнюю группу он рассматривал в составе подсемейств Uromastycinae и Leiolepidinae. С таким подходом можно согласиться лишь частично. Действительно, палеонтологическая летопись указывает на длительное существование Uromastycidae sensu Moody, 1980, которые демонстрируют устойчивый комплекс морфологических признаков. Однако включение в состав семейства Leiolepis вызывает возражение, поскольку последний род больше соотносится с типичными Agamidae по наличию верхнечелюстных клыкообразных зубов, которых нет у Uromastycidae.

К Uromastycidae нами отнесён ряд форм из палеогена Монголии, а также среднеэоценовая Brevidensilacerta Li, 1991 (Li, 1991a) из Китая (Хэнань), которая близка к представленному ниже Pseudotinosaurus Alifanov, 1991. К обсуждаемому семейству также можно отнести ряд находок из палеогена Европы: Palaeochamaeleo de Stefano, 1903 (Augé, 1988) и “Tinosaurus” sp. (Augé, 1990). Синонимизация Palaeochamaeleo De Stefano, 1903 и Uromastyx, предложенная С. Муди (Moody, 1980), кажется преждевременной из-за фрагментарности ископаемой формы. Достоверных данных о меловых представителях Uromastycidae нет.

Современные шипохвосты представлены одним родом – Uromastyx. Последний отличается высоким короноидным отростком зубных костей, отсутствием верхнечелюстных “клыков”, несменяемостью нижнечелюстных “клыков”, лопаткообразной формой с зауженным основанием заклыковых зубов. Ископаемые формы из палеогена Центральной Азии показывают наличие серии мелких клыкообразных зубов на нижней челюсти и асимметричное строение заклыковых зубов, как у видов современного рода.

Рис. 128. Фрагмент левой зубной кости Pseudotinosaurus asiaticus (Gilmore, 1943), Uromastycidae лингвально. Голотип AMNH, № 6717 (Gilmore, 1943, фиг. 5); местонахождение Чимни-Бат-Кворри, Внутренняя Монголия, Китай; формация улан–шире, средний эоцен, палеоген.

Род **Pseudotinosaurus Alifanov, 1991**

Pseudotinosaurus: Алифанов, 1991, с. 115; Алифанов, 2012б, с. 126.
Vastanagama: Prasad, Bajpai, 2008, p. 3.

Типовой вид – Tinosaurus asiaticus Gilmore, 1943; средний эоцен Южной Монголии и Северо-Восточного Китая.

Диагноз. На зубных костях по три “клыка”. Всегда сохраняется пять–шесть очень маленьких “предкоренных” зубов. В “коренной” серии семь–восемь зубов, которые увеличиваются в окципитальном направлении, а их сходящиеся края немного перекрывают друг друга. Плечи центральной вершинки несимметричные, переднее из них шире и ниже заднего. Верхнечелюстные зубы массивнее нижнечелюстных.

Видовой состав. Кроме типового, вид Pseudotinosaurus ascriptivus Alifanov, 1991; средний эоцен Южной и Юго-Восточной Монголии.

Pseudotinosaurus asiaticus (Gilmore, 1943)

Рис. 128; табл. XXXI, фиг. 1–3

Tinosaurus asiaticus: Gilmore, 1943, p. 366, fig. 5; Estes, 1983a, p. 54, fig.10, d.
Pseudotinosaurus asiaticus: Алифанов, 1991, с. 115, рис. 1; 2000, рис. 34, а–в; Алифанов, 2012б, с. 126, рис. 71, а–в.
Vastanagama susani: Prasad, Bajpai, 2008, p. 3, fig. 2–4.

Голотип – AMNH, № 6717, фрагмент правой зубной кости с зубами; местонахождение Чимни-Бат-Кворри, Внутренняя Монголия, Китай; формация улан-ширэ, средний эоцен.

Диагноз. Зубные кости достигают 20 мм в длину. Зубы относительно небольшие. В предкоренной серии основания первых трех зубов заужены заметнее, чем у других. По отношению к линии зубного края зубы расположены под прямым углом.

Распространение. Средний эоцен Южной Монголии и Северного Китая; ранний эоцен Индии.

Материал. Голотип, экз. ПИН, № 3107/214–№ 3107/219, зубные и верхнечелюстные кости; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хайчин-Ула II; средний эоцен, свита хайчин, пачка хайч.

Замечания. Описанный Ч. Гилмором (Gilmore, 1943) Tinosaurus asiaticus Gilmore, 1943 нами отнесён к отдельному роду (Алифанов, 1991) в силу его существенных отличий от типового и других видов рода Tinosaurus Leidy, 1872, заключенных, главным образом, в несимметричном расположении дополнительных вершинок на зубах и зауженных оснований. Сумма этих признаков принадлежит представителям Uromastycidae. К T. asiaticus нами также отнесена Vastanagama susani Prasad et Bajpai, 2008 из формации вастан в Индии (Prasad, Bajpai, 2008). Две формы совпадают по наличию трёх клыкообразных зубов, асимметричности заклыковых зубов и широкого фланга субдентального гребня.

Pseudotinosaurus ascriptivus Alifanov, 1991

Табл. XXXI, фиг. 4

Pseudotinosaurus ascriptivus: Алифанов, 1991, с. 118, рис. 2; 2000, рис. 34, б; Алифанов, 2012б, с. 127, рис. 71, г.

Голотип – ПИН, № 4382/1, зубные кости; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хайчин-Ула II; средний эоцен, свита хайчин, пачка хайч.

Диагноз. Зубные кости достигают 13–15 мм в длину. Зубы относительно зубной кости крупные. Основания заклыковых зубов хорошо выделены. По отношению к линии зубного ряда они немного наклонены окципитально.

Распространение. Типовое местонахождение.

Материал. Голотип; экз. ПИН, № 3107/220, верхнечелюстная кость; типовое местонахождение.

Род **Zephyrosaurodion Gao et Dashzeveg, 2000**

Zephyrosaurodion: Gao et Dashzeveg, 2000, p. 467.
Zephyrosaurus: Gao, Dashzeveg, 1999, p. 328; Алифанов, 2012б, с. 127.

Типовой вид – Zephyrosaurus hypsochorosus Gao et Dashzeveg, 1999; средний эоцен Восточной Монголии.

Диагноз. Зубные кости достигают 15 мм в длину. Они слабо расширяются окципитально. Субдентальный гребень высокий. На ветвях нижней челюсти развито по два небольших клыковидных зуба. Из них второй крупнее первого. Вершинка заклыковых зубов притупленная. Асимметричность плечей центральной вершинки выражена неотчетливо. В “коренной” серии семь зубов.

Видовой состав. Типовой вид.

Zephyrosaurodion hypsochorosus (Gao et Dashzeveg, 1999)

Рис. 129

Zephyrosaurus hypsochorosus: Gao, Dashzeveg, 1999, p. 328, fig. 2, 3; Алифанов, 2012б.

Голотип – PSS, № 41/107, правая зубная кость; Монголия, Восточно-Гобийский аймак, местонахождение Мерген, Монголия; средний эоцен, свита не определена.

Рис. 129. Правая зубная кость Zephyrosauridion hypsochorosus (Gao et Dashzeveg, 1999), Uromastycidae лингвально; голотип PSS, № 41/107 (по: Gao, Dashzeveg, 1999, фиг. 2); Монголия, Восточно-Гобийский аймак, местонахождение Мерген; средний эоцен, свита не определена.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Zephyrosaurodion hypsochorosus Gao et Dashzeveg, 2000 близок к Pseudotinosaurus asiaticus Alifanov, 1991 и P. ascriptivus Alifanov, 1991. А.О. Аверьянов и И.Г. Данилов (Averianov, Danilov, 1996) не исключают конгенеричности Pseudotinosaurus Alifanov, 1991 и Zephyrosaurodion Gao et Dashzeveg, 2000.

Материал. Голотип; экз. PSS, № 41/91–№ 41/103, фрагменты верхнечелюстных костей; экз. PSS, № 41/104, передняя часть правой зубной кости; экз. PSS, № 41/105, фрагмент левой зубной кости; типовое местонахождение.

Род **Talosaurus Gao et Dashzeveg, 1999**

Talosaurus: Gao, Dashzeveg, 1999, p. 330; Алифанов, 2012б, с. 127.

Типовой вид – Talosaurus tribolosus Gao et Dashzeveg, 1999; средний эоцен Восточной Монголии.

Диагноз. Зубы “коренной” серии (около 1 мм в высоту) трёхвершинные. Центральная вершинка высокая и широкая в основании. Передняя дополнительная вершинка шире и ниже задней.

Видовой состав. Типовой вид.

Talosaurus tribolosus Gao et Dashzeveg, 1999

Рис. 130

Talosaurus tribolosus: Gao, Dashzeveg, 1999, p. 330, fig. 4; Алифанов, 2012б, с. 128.

Голотип – PSS, № 41/106, фрагмент правой зубной кости; Монголия, Восточно-Гобийский аймак, местонахождение Мерген; средний эоцен, свита не определена.

Рис. 130. Фрагмент правой зубной кости Talosaurus tribolosus Gao et Dashzeveg, 1999, Uromastycidae лингвально; голотип PSS, № 41/106 (по: Gao, Dashzeveg, 1999, фиг. 4); Монголия, Восточно-Гобийский аймак, местонахождение Мерген; средний эоцен, свита не определена.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Talosaurus tribolosus Gao et Dashzeveg, 1999 филогенетически близок к Pseudotinosaurus Alifanov, 1991 и Zephyrosaurodion Gao et Dashzeveg, 2000, для которых также отмечено асимметричное строение заклыковых зубов.

Материал. Голотип; экз. PSS, № 41/107, фрагмент правой верхнечелюстной кости; экз. PSS, № 41/108, фрагмент левой верхнечелюстной кости; типовое местонахождение.

Род **Mergenagama Gao et Dashzeveg, 1999**

Mergenagama: Gao, Dashzeveg, 1999, p. 331; Алифанов, 2012б, с. 128.

Типовой вид – Mergenagama paurosa Gao et Dashzeveg, 1999; средний эоцен Восточной Монголии.

Диагноз. Зубные кости до 2.5 мм в высоту, их субдентальный гребень низкий, а короноидный отросток очень высокий. Последние три зуба увеличены по сравнению с предыдущими. По прикреплению они субплевродонтные. Зубы имеют ромбовидную форму, слабо асимметричны. Плечи центральной вершинки расположены на уровне середины высоты зуба.

Видовой состав. Типовой вид.

Mergenagama paurosa Gao et Dashzeveg, 1999

Рис. 131

Mergenagama paurosa: Gao, Dashzeveg, 1999, p. 331, fig. 5; Алифанов, 2012б, с. 128.

Голотип – PSS, № 41/109, фрагмент правой зубной кости; Монголия, Восточно-Гобийский аймак, местонахождение Мерген; средний эоцен, свита не определена.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Рис. 131. Фрагмент правой зубной кости Mergenagama paurosa Gao et Dashzeveg, 1999: *а* – лабиально, *б* – лингвально; голотип – PSS, № 41/109 (по: Gao, Dashzeveg, 1999, фиг. 5); Монголия, Восточно-Гобийский аймак, местонахождение Мерген; средний эоцен, свита не определена.

Замечания. Голотип Mergenagama paurosa Gao, Dashzeveg, 1999, возможно, принадлежит ювенильной форме, судя по небольшим размерам и выпадению последнего зуба, на месте которого сохранились следы прикрепления. По ассиметричным боковым вершинкам зубов M. paurosa близка к группе Pseudotinosaurus–Zephyrosaurus–Talosaurus.

Материал. Голотип.

Uromastycidae gen. indet.

Рис. 132

Agamidae subfam. gen. et sp. indet. 1: Averianov, Danilov, 1996, p. 745, fig. 7; Алифанов, 2012б, с. 128.

Замечания. В первоописании (Averianov, Danilov, 1996) указано на сходство данного образца с “Tinosaurus” lushihensis Dong 1965 и “Tinosaurus” sp. cf. T. lushihensis из среднего эоцена Китая (провинция Хэнань), исходя из трёхвершинности, рострального наклона зубов и фасеток, отделяющих дополнительные вершинки от основной. Сообщается также об отсутствии клыкообразных зубов, о чем сохранность образца судить точно не позволяет. По высокому короноидному отростку зубных костей и слабой гемиплевродонтии, находка может принадлежать к семейству Uromastycidae.

Рис. 132. Uromastycidae indet.; фрагмент правой зубной кости с зубами; экз. ZIN PH, № 5/1 (Averianov, Danilov, 1996, с. 745, фиг. 7): *а* – лабиально, *б* – лингвально; Кыргызстан, Баткенская обл., Ляйлякский район, местонахождение Андарак 2; палеоген, ранний эоцен, нижний ипр, нижнеалайский подгоризонт.

Материал. Экз. ZIN PH, № 5/1, фрагмент правой зубной кости с зубами; Кыргызстан, Баткенская обл., Ляйлякский район, местонахождение Андарак 2; палеоген, ранний эоцен, нижний ипр, нижнеалайский подгоризонт.

Семейство Agamidae Spix, 1825

Типовой род – Agama Daudin, 1802.

Диагноз. Короноидный отросток зубных костей низкий. Гемиплевродонтия выражена регулярно. Верхнечелюстные зубы клыковидной серии всегда сформированы. Остальные зубы гемиплевродонтные с разделением на пре- и постнатальную серии. Зубы субтреугольной формы из-за их расширенного и U-образного контура основания. Зубы нередко рассечены на три вершинки, в виде центральной и двух добавочных.

Состав. Подсемейства: Leiolepidinae Fitzinger, 1843; поздний палеоцен–современность Центральной Азии, современность Юго-Восточной Азии и Австралии; Agaminae Spix, 1825; плейстоцен–современность Австралии, миоцен–современность Африки; олигоцен–современность Европы; эоцен Северной Америки; средний эоцен–современность Азии.

Замечания. Семейство Agamidae – одно из самых крупных в составе ящериц. На развитие современных представлениий о его современном разнообразии повлияла неопубликованная диссертация С. Муди (Moody, 1980), которая вызвала широкий отклик среди специалистов, в том числе среди российских (например: Ананьева, 2004, 2008). Ряд классификации предложений, сделанных в этой работе, с нашей точки зрения, сомнительны, особенно представление о связи рода Leiolepis с Uromastycidae. Как отмечалось выше, в отличие от Uromastycidae, у истинных Agamidae, в том числе у Leiolepis, всегда формируются максиллярные “клыки”, заклыковые зубы имеют U-образный контур нижнего края, который у остальных семейств Pachyglossa имеет V или Y-образную форму.

Признаки зубной системы оставляют род Leiolepis представителем именно Agamidae, хотя его архаичность по отношению почти ко всем другим родам семейства не вызывает сомнения. С нашей точки зрения, Leiolepis (возможно, и Moloch) допустимо рассматривать в отдельном подсемействе – Leiolepidinae. К этому подсемейству относится большая часть видов проблематичного ископаемого рода Tinosaurus Leidy, 1872, с которым в значительной степени связана самая ранняя история семейства.

Подсемейство Leiolepidinae Fitzinger, 1843

Типовой род – Leiolepis Cuvier, 1829.

Диагноз. Эпиотическое отверстие мозговой капсулы не выражено. Нижний край зубной кости не имеет утолщения. Зубы всегда трёхвершинные.

Состав. Кроме типового, роды: Anhuisaurus Hou, 1974; поздний палеоцен Китая; Suratagama Rana et al., 2013; ранний эоцен Индостана; “Tinosaurus” Leidy, 1872; поздний палеоцен–ранний олигоцен Центральной Азии, средний эоцен Северной Америки и эоцен Европы.

Замечания. В составе подсемейства указан род Tinosaurus Leidy, 1872. Это сборная группа, виды которой принадлежат разным не только подсемействам, но и семействам (например, Tinosaurus asiaticus Gilmore, 1943 нами рассматривается в составе рода Pseudotinosaurus Alifanov, 1991 и семейства Uromastycidae; см. выше). К. Смит и др. (Smith et al., 2011) отмечают, что признак трёхвершинного строения зубов, который лёг в основу диагноза Tinosaurus Leidy, 1872, широко распространён среди современных форм. Последние авторы приводят также описание двух форм из среднего эоцена формации хуадян в

Китае (Цзялинь) в открытой номенклатуре (Smith et al., 2011). Интересно, что одна из находок выглядит как представитель Agaminae, а вторая близка к азиатским “Tinosaurus” (представлена верхнечелюстной костью с клыковидными зубами, что, с нашей точки зрения, указывает на принадлежность тинозавра или части его видов именно к Agamidae).

Часть видов “Tinosaurus” (видимо, большая) может быть включена в Leiolepidinae, а часть – в Agaminae, как например, типовой вид рода – Tinosaurus stenodon Marsh, 1872.

В составе обсуждаемого проблематичного ископаемого рода, кроме типового, указаны следующие виды: T. pristinus Leidy, 1872; средний эоцен Северной Америки; T. doumuensis Hou, 1974; палеоцен Китая; T. yuanquensis Li, 1991; T. lushihensis Dong, 1965; поздний эоцен Китая; T. luonanensis Li et Xue, 2002; плейстоцен Китая; T. europeocaenus Auge et Smith, 1997; ранний эоцен Западной Европы; T. postremus Averianov, 2000; поздний палеоцен Казахстана; T. indicus Prasad et Bajpai, 2008; нижний эоцен Индии. Есть сообщение (Böhme, 2007) о находке остатков “Tinosaurus” в отложениях раннего олигоцена и даже раннего миоцена Монголии (Долина Озер, Баянхонгорский аймак), для которых изображения и коллекционный номер не приведены. “Tinosaurus” (T. luonanensis) указан (Li, Xue, 2002) из плейстоцена Китая (Шэньси), что является данью традиции по фиксированию фрагментарных агамид в виде нового вида в составе проблематичного рода.

Отличия перечисленных форм друг от друга, кроме размеров, состоят в строении зубов: числе “клыков” и заклыковых зубов, их относительной высоте, размерах дополнительных вершинок, наличии межзубных диастем и др.

Комплекс признаков нижней челюсти и зубной системы Leiolepis имеет место у Anhuisaurus huainanensis Hou, 1974 из верхнепалеоценовых отложений (формация доуму) Китая (Аньхой), что установлено по данным переизучения голотипа (Dong et al., 2016), а также у Suratagama neeraae Rana et al., 2013 из нижнеэоценовых отложений (формация кэмбай-шейл) Индостана.

“Tinosaurus” postremus Averianov, 2000

Рис. 133

Tinosaurus postremus: Averianov, 2000, p. 459, fig. 1–3; Алифанов, 2012б, с. 129, рис. 72.

Голотип – ZIN PH, № 1/9, фрагмент левой зубной кости; Южный Казахстан, Чимкентская область, местонахождение Джилга 1; верхний палеоцен–нижний эоцен, свита не определена.

Диагноз. Зубы широкие ростроокципитально, тесно сближены. Боковые вершинки “предкоренных” зубов выражены в виде плеч. “Коренные” зубы отчетливо трёхвершинные, достигают 0.5 мм в высоту. Фасеток стирания на зубной кости нет.

Распространение. Типовое местонахождение.

Рис. 133. Фрагмент левой зубной кости “Tinosaurus” postremus Averianov, 2000, Agamidae лингвально; голотип ZIN PH, № 1/9 (Averianov, 2000, фиг. 2; Алифанов, 2012б, рис. 72); Южный Казахстан, Чимкентская область, местонахождение Джилга 1; верхний палеоцен–нижний палеоцен, свита не определена.

Замечания. По относительно крупным боковым (ростроокципитальным) вершинкам и отсутствию фасеток стирания на зубных костях Tinosaurus postremus Averianov, 2000 сходен с T. doumuensis Hou, 1974. Отсутствие чётко выраженных вершинок на зубах предкоренной серии в роде, кроме T. postremus, отмечено у T. yuanquensis (Li, 1991b).

Материал. Голотип.

“Tinosaurus” sp.

Табл. XXXI, фиг. 4

Leiolepis sp.: Алифанов, 2000, рис. 39, ж; Алифанов, 2012б, с. 129.

Материал. Экз. ПИН, № 3107/225; фрагмент правой зубной кости; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хайчин-Ула II; средний эоцен, свита хайчин, пачка хайч.

Замечания. Данный образец строением заклыковых зубов практически ничем, в том числе и размерами, не отличается от современного Leiolepis belliana, чем продиктовано его первое определение (Leilepis sp.). С учетом того, что Leiolepis достоверно не установлен в ископаемом состоянии, данная находка переопределена к роду Tinosaurus Leidy, 1872, о проблематичности которого говорилось выше.

Leiolepidinae gen. et sp. nov.

Материал. Экз. ПИН, № 4758/3, левая зубная кость с зубами; Монголия, Южногобийский аймак, местонахождение Цаган-Сайр; верхний палеоцен, свита наран, пачка жигден.

Замечания. Находка принадлежит мелкой ящерице, для которой характерен высокий короноидный отросток зубной кости, отсутствие утолщения нижнего края зубной кости, узкий фланг субдентального гребня, семь клыкообразных зубов, восемь пре- и постнатальных зубов (имеют трёхвершинное строение и увеличены спереди назад). Филогенетически последняя форма наиболее близка Anhuisaurus Hou, 1974 из позднего палеоцена Китая. Их сближает большое число клыкообразных зубов, немногочисленность зубов пре- и постнатальной серий и ряд других признаков, в том числе небольшие размеры последнего зуба пренатальной серии.

ГЛАВА IV. АССОЦИАЦИИ ЯЩЕРИЦ ЦЕНТРАЛЬНОЙ АЗИИ: ВОЗРАСТ, ЭТАПНОСТЬ ФОРМИРОВАНИЯ И СОСТАВ

Глава посвящена реконструкции хода исторического развития ящериц на территории Центральной Азии с момента появления группы в палеонтологической летописи. Тема имеет хронологический аспект, в силу чего она не может быть представлена без обсуждения проблемы возраста отложений, вмещающих ископаемые остатки. Основная часть находок происходит из континентальных пород мела, который уступает по разработанности и доказательности корреляционных схем палеогену, оставляя простор для обсуждения и уточняющих реконструкций. Разделы главы поднимают вопрос о ключевых, с точки зрения истории фаун, таксонах пресмыкающихся, обитавших на территории Центральной Азии в меловое время, о составе ассоциаций ящериц, ходе их смены, а в конечном счёте, об этапах становления разнообразия этой группы. Ряд справочных и более подробных сведений приведён в “Приложении 1”.

4.1. Этапы развития тетрапод Центральной Азии в меловом периоде

4.1.1. Проблемы стратиграфии мела Монголии и Центральной Азии.

О б щ и е з а м е ч а н и я. Основа стратиграфической схемы континентального мела Центральной Азии сложилась в результате изучения разрезов западной, южной и юго-восточных частей Монголии. Здесь на относительно небольшой территории представлены отложения разного возраста, содержащие богатые органические остатки, в том числе разнообразных позвоночных. Эта особенность выделяет Монголию в сравнении с другими регионами, где полнота разрезов и находки тетрапод более скудны.

В формировании рассматриваемой схемы большую роль сыграли исследования монгольских, польских и советских геологов, которые выделили и охарактеризовали серию геологических свит (формаций). Учитывая традиционные затруднения в определении возраста внутриконтинентальных отложений, действующая картина приобрела современный вид сравнительно поздно: в 80-х годах прошлого столетия. Однако противоречий на многие ключевые вопросы она не преодолела.

Как ни странно, палеогерпетология, сыгравшая большую роль в привлечении внимания к стратиграфии верхнего мела Монголии, для решения самих этих проблем оказалась задействована слабо. Современный массив данных ситуацию существенно не изменил, хотя его потенциал даёт возможность выявить и исправить некоторые недостатки уже сложившейся общей схемы. Кроме этого, он уже не позволяет ограничиться только территорией одной страны – Монголии, подталкивая в сторону межрегиональной корреляции.

Следует отметить, что попытки сопоставить ископаемые герпетофауны Монголии и прилегающих к ней стран для уточнения времени их существования проводились ранее (например, Рождественский, 1971, 1974; Lucas, Estep, 1998; Lucas, 2006; Averianov, Sues, 2012). Опыт работы в данном направлении показывает её перспективность. С нашей точки зрения, наиболее ценными для анализа являются данные по птицетазовым динозаврам (Алифанов, 2014в). Последние проявляли чувствительность к сменам обстановок, отвечая на них сменой состава. Причина этого, видимо, заключена в биологии группы, а точнее, в её рационе, основу которого, судя по неформальному названию (растительноядные динозавры), составляли растения. Именно они оказались, в первую очередь, зависимы от изменений внешних условий. На этом фоне данные по тетраподам, ведущим хищный образ жизни, включая ящериц и динозавров Theropoda, не столь информативны, хотя они могут иметь важное вспомогательное значение для обсуждения ряда проблем.

Н и ж н и й м е л. В настоящий момент для нижнего мела Монголии стратиграфическая схема принята в виде трёх последовательных горизонтов (цаганцабского, шинэхудукского, хухтыкского; рис. 134), получивших название по выделенным в Монголии свитам (иногда горизонты представлены формациями: Khand et al., 2000) и взятых за основу для биостратиграфического расчленения в виде соответствующих разделов (“Age”: Jerzykiewicz, Russell, 1991; фаунохроны позвоночных: Lucas, 2006). Долгое время датирование горизонтов носило идеализированный характер, поскольку их границы “растягивались” на значительные интервалы и в целом на ранний мел от его самого начала до самого конца. Накопление палеонтологических материалов из Монголии и за её пределами подвели к возможности определить возраст границ горизонтов точнее.

Внимания заслуживает попытка межрегиональной корреляции для раннего мела Центральной Азии, представленная С. Лукасом и Дж. Эстепом (Lucas, Estep, 1998; Lucas, 2006). Эти авторы, как и их предшественники, приняли опыт стратиграфического расчленения нижнего мела Монголии в качестве основы, а также попытались учесть предшествующую дискуссию о справедливости сложившейся схемы, отметив её важность, в том числе для проблемы начала распространения цветковых растений. Ключевое значение в их интерпретации приобрели данные о пситтакозаврах (Psittacosaurus, Psittacosauridae), эндемичной для раннего мела Азии группы рогатых динозавров (Ceratopsia). Находки её представителей обнаружены, кроме Монголии, в Китае, России, Японии и Таиланде. При этом удалось отметить отсутствие пситтакозаврид несомненно неокомского возраста, что стимулировало предположение о более узком интервале времени их обитания (“зона Psittacosaurus”), нижняя граница которого была совмещена с границей баррема и готерива. Одновременно последние авторы отказались от шинэхудукского фаунохрона (рис. 134).

<table>
<tr><th>Возраст</th><th>Горизонты (Shuvalov, 2000)</th><th>Фаунохроны (Lucas, 2006)</th><th>Фауны (настоящая работа)</th></tr>
<tr><td>Альб</td><td rowspan="2">Хухтыкский</td><td rowspan="2">Хухтыкский</td><td></td></tr>
<tr><td>Апт</td><td>Хухтыкская</td></tr>
<tr><td>Баррем</td><td rowspan="2">Шинэхудукский</td><td rowspan="2">Цаганцабский</td><td>Шинэхудукская</td></tr>
<tr><td>Готерив</td><td>Цаганцабская</td></tr>
<tr><td>Валанжин</td><td rowspan="2">Цаганцабский</td><td rowspan="2"></td><td rowspan="2"></td></tr>
<tr><td>Берриас</td></tr>
</table>

Рис. 134. Варианты стратиграфического (биостратиграфического) членения нижнего (раннего) мела Монголии по разным авторам.

Положенные в основу нововведений данные, с нашей точки зрения, получают некоторое независимое подтверждение. О том, что рогатые динозавры заняли доминирующие позиции лишь в мелу, а не раньше, показывают находки, предположительно, титонского возраста в Забайкалье. Они указывают на доминирование в это время орнитопод из группы Hypsilophodontia (Алифанов, Савельев, 2014, 2016, а, б). Редкие остатки динозавров из неокома представляют не пситтакозаврид (Алифанов, 2012ж; рис. 135), а родственных им Chaoyangsauridae Zhao, 1983 (Chaoyangsaurus Zhao et al., 1999 и Xuanhuaceratops Zhao et al., 2006). Время существования последней группы удалось уточнить по итогам пересмотра возраста формации тученжи в Китае (Ляонин), откуда происходит типовой род обсуждаемого семейства. Ныне эта формация датируется базальным неокомом (Swisher et al., 2002), а не поздней юрой, как указывалось в первоописаниях двух названных представителей семейства.

Рис. 135. Филогенетические связи семейств рогатых динозавров (по: Алифанов, 2012ж, рис. 113, а).

В общей картине практически не учитывался комплекс постхухтыкских тетрапод, о которых в Монголии не известно. В Центральной Азии в целом они обнаружены в нижней части ходжакульской свиты (поздний альб) на территории Узбекистана (Несов, 1985, 1995, 1997). Состав динозавров здесь не соответствует упоминавшейся выше “зоне Psittacosaurus”.

С учётом этих обстоятельств возрастной диапазон хухтыкского горизонта не может включать вторую половину альба, как оказалось принято для терминальных отложений нижнего мела Монголии. Отказ от сопоставления низов цаганцабского горизонта со всем неокомом также вряд ли справедлив, в том числе потому, что противоречит абсолютной датировке отложений цаганцабской свиты (119–139 млн. лет: Shuvalov, 2000), которая прямо указывает на вторую половину неокома. Кроме этого, нам не кажется оправданным отказ от выделения шинэхудукской фауны (она, по сути, объединена с цаганцабской), поскольку за этим не стоит какой-либо специальной аргументации. Напротив, с нашей точки зрения, это нововведение выглядит сомнительно при сопоставлении друг с другом комплексов беспозвоночных.

Если в доцаганцабское время тетраподы в Центральной Азии редки, то увеличение их разнообразия приходится на середину раннего мела, а точнее, на шинэхудукское (соответствует биоте Джехол в Китае) и хухтыкское (соответствует комплексу тетрапод из местонахождения Хобур в Монголии) времена. Первое отличается большим разнообразием динозавров, а второе – ящериц, что отражает не только тафономические различия при формировании соответствующих отложений (их генезис соответствует озёрной и озёрно-аллювиальной фазам соответственно). Такие различия могут быть увязаны с разными климатическими условиями (для апта–альба, например, установлен пик потепления; см. главу V).

В е р х н и й м е л. Стратиграфическая схема континентального верхнего мела Монголии, как и нижнего мела, может претендовать на положение эталонной для всей Центральной Азии в силу отмеченной выше уникальной для всего континента и даже мира полноты разрезов и обширности палеонтологических данных (прежде всего, в отношении наземных позвоночных). Здесь установлены следующие свиты (снизу вверх): баинширэинская, джадохтская, барунгойотская и нэмэгэтинская. Ранее выделявшаяся саншандинская свита не содержит данных по позвоночным. Возможно, она эквивалентна баинширэинской: Shuvalov, 2000). Для барунгойотской и нэмэгэтинской свит физические границы прослежены в одном разрезе, что позволяет повысить точность их корреляции и датирования.

<table>
<tr><th>ВОЗРАСТ</th><th>Kielan-Jaworowska, 1974</th><th>Gradziński et al., 1977</th><th>Osmólska, 1980</th><th>Shuvalov, 2000</th><th>Jerzykiewicz, 2000</th></tr>
<tr><td rowspan="2">Маастрихт</td><td></td><td></td><td rowspan="2">Формация Нэмэгт</td><td rowspan="2">Нэмэгэтинская свита</td><td></td></tr>
<tr><td rowspan="4">Формация Нэмэгт</td><td rowspan="2">Формация Нэмэгт</td><td>Формация Нэмэгт</td></tr>
<tr><td rowspan="3">Кампан</td><td rowspan="2">Формация Барунгойот</td><td>Формация Барунгойот</td></tr>
<tr><td>Формация Барунгойот</td><td rowspan="3">Барунгойотская свита</td><td>Формация Джадохта</td></tr>
<tr><td rowspan="2">Формация Барунгойот</td><td rowspan="2">Формация Джадохта</td><td>Формация Джадохта</td><td></td></tr>
<tr><td rowspan="2">Сантон</td><td rowspan="3"></td><td></td></tr>
<tr><td rowspan="3">Формация Джадохта</td><td></td><td rowspan="5">Баинширэинская свита</td><td rowspan="5">Формация Баин-Ширэ</td></tr>
<tr><td>Коньяк</td><td></td><td></td></tr>
<tr><td>Турон</td><td></td><td></td><td></td></tr>
<tr><td>Сеноман</td><td></td><td></td><td></td><td></td></tr>
</table>

Рис. 136. Верхнемеловые стратоны Южной и Юго-Восточной Монголии и примеры их датирования.

На современном этапе разные авторы и исследовательские школы согласны с указанной последовательностью, но по-разному оценивают возраст границ каждого стратона и соответствующих им фаун. Например, в отличие от польской школы, в традиции советских стратиграфов не принято разделять джадохтскую и баругойотскую свиты (рис. 136). Попытку найти компромисс и представить верхний мел Монголии единообразно предпринял Р. Барсболд (1983), который одним из первых предложил выделить серию горизонтов (саншандинский, баинширэинский, джадохтский и нэмэгэтинский). Однако эта схема также требует уточнений с учётом новых данных, в первую очередь, по ископаемым пресмыкающимся. Более подробно проблемы возраста и последовательность верхнемеловых стратонов Монголии и Центральной Азии в целом обсуждены ниже (см. раздел 4.1.3).

4.1.2. Замечания о распространении рогатых и утконосых динозавров в Центральной Азии. Как уже отмечалось, для решения проблем стратиграфии континентального верхнего мела Азии более всего важны результаты изучения пресмыкающихся, особенно птицетазовых динозавров. Среди них наибольшее разнообразие проявляют несколько групп, но более всего рогатые (Ceratopsia) и утконосые (Hadrosauridae) динозавры, которые имели широкое распространение в позднем мелу не только Центральной Азии, но также Северной Америки и Европы. При этом важен адекватный взгляд на их эволюцию. Однако посредством распространённого ныне кладистического анализа его получить не удаётся. В силу указанных причин текущий раздел становится для данной работы необходимым.

Рогатые динозавры (Neoceratopsia). О значении цератопсий для оценки возраста и стратиграфии меловых отложений Центральной Азии свидетельствует общеизвестный факт широкого распространения Psittacosauria в течение раннего мела, о чём подробнее говорилось выше. Заметим, что вымирание Psittacosauridae произошло до начала позднего мела (видимо, оно завершилось уже к середине альба), а их появлению предшествовало распространение в неокоме родственных им Chaoyangsauridae. Пситтакозавры уступили место более продвинутым по строению черепа собственно рогатым динозаврам (Neoceratopsia), дивергировавших тремя семействами: Protoceratopidae, Bagaceratopidae и Ceratopidae.

В рамках кладистического метода определения родства для неоцератопсий признаётся только семейство Ceratopidae, тогда как Protoceratopidae и Bagaceratopidae объявлены парафилетическими таксонами (Sereno, 2000; Xu et al., 2002; You, Dodson, 2004; Makovicky, Norell, 2006). Иначе говоря, только часть представителей последних двух семейств является сестринской кладой по отношению к объявленным продвинутыми Ceratopidae. В качестве таковой предлагается или связка центральноазиатских Protoceratops Gregory et Granger, 1923 (P. andrewsi; рис. 137, *а, б*) и Bagaceratops Maryanska et Osmolska, 1975 (Makovicky, 2001; Xu et al., 2002; Makovicky, Norell, 2006), иногда Graciliceratops Sereno, 2000 (Sereno, 2000; Chinnery, 2004), или североамериканских Leptoceratops Brown, 1914 и Montanoceratops Brown et Schlaikjer, 1942 (You, Dodson, 2004).

Впечатление о несоответствии кладистической интерпретации родственных связей неоцератопсий данным их морфологии сложилось у нас в связи с появлением и развитием представлений о семействе Bagaceratopidae. Как оказалось, последняя группа показывает устойчивую во времени собственную морфологическую специфику и сравнительно высокое таксономическое разнообразие. Наибольшая часть видов багацератопид в настоящее время описана из барунгойотской свиты на территории Южной Монголии (Bagaceratops

Maryanska et Osmolska, 1975; Breviceratops Kurzanov, 1990; Gobiceratops Alifanov, 2009; Lamaceratops Alifanov, 2003; Platyceratops Alifanov, 2003; рис. 137, *в, г*). Семейство также было распространено в Центральной Монголии, где остатки его представителей встречены в джадохтской свите (Терещенко, 2001, 2007; Терещенко, Алифанов, 2003). В Китае (Внутренняя Монголия) группа известна из формации баян-мандаху (Bagaceratops sp.: Dong, Currie, 1993; Magnirostris: You, Dong, 2003). О присутствии семейства в Северной Америке свидетельствуют находки характерных для группы верхнечелюстных зубов в формации милк-ривер (ранний кампан) в Канаде (Алифанов, 2003; 2012ж). Кроме Северной Америки, группа отмечена также в Европе, а именно, в позднем мелу Венгрии (Ajkaceratops: Osi et al., 2010). Эти факты указывают на древнее происхождение и сложную зоогеографическую историю багацератопид.

Рис. 137. Некоторые представители наиболее характерных для позднего мела Монголии рогатых динозавров семейств Protoceratopidae (*а, б*) и Bagaceratopidae (*в, г*): *а, б* – реконструкция черепа (по: Рождественский, 1965, рис. 1, 2) Protoceratops andrewsi Gregory et Granger, 1923 латерально (а) и дорсально (б); реконструкция черепа (по: Алифанов, 2003, рис. 2, *а,* 3, *в*) Platyceratops tatarinovi Alifanov, 2003 латерально (*в*) и дорсально (*г*).

Проблема филогенеза Bagaceratopidae нами обсуждалась не раз (Алифанов, 2003, 2008, 2012ж). Судя по строению черепа и осевого скелета, эта группа, несомненно, близка к Protoceratopidae (рис. 135). О древности последнего семейства свидетельствует Yinlong downsi из поздней юры Китая, который в первоописании вынесен за рамки Ceratopsia (Xu et al., 2006). Протоцератопиды известны также из раннего мела Северной Америки и позднего мела Европы (Lindgren et al., 2007; Farke et al., 2014).

Семейства Protoceratopidae и Bagaceratopidae близки по связи носовых и верхнечелюстных костей, наличию крупных нижних височных окон, короткой постквадратной части чешуйчатых костей, отсутствию связи надглазничных и лобных, а также квадратно-скуловых и чешуйчатых костей. Наиболее яркий и специфический общий признак черепа – развитие относительно крупных предглазничных депрессий. Ряд признаков формировался независимо, как например, выход носовых костей к краю глазниц, укорочение лобных костей, расширение и фенестрация воротника и др. Ещё два признака – вытянутые остистый отросток хвостовых позвонков и гемальные дужки – делают хвост у представителей двух групп высоким и, видимо, способным толкать тело при погружении в воду (т.е. плавательным). Эти черты отсутствуют у пситтакозавров и рогатых динозавров семейства Ceratopidae.

Отличия Bagaceratopidae от Protoceratopidae заключены в формировании у первых непарной носовой кости с небольшим или заметным отростком (собственно рогом), дополнительных и неизвестных у других рогатых динозавров субнариальных окон, небольшого количества гребней на эмали верхнечелюстных зубов и дорсовентральной вытянутости тел туловищных позвонков.

Если Protoceratopidae и Bagaceratopidae – сестринские группы, то обособление Ceratopidae произошло до начала их разделения (рис. 135). Область первичного распространения предков всех трёх групп загадочна. Имеющиеся древнейшие находки не исключают в качестве исходной территорию Азии. Открытие туронского представителя Ceratopidae (Turanoceratops tardabilis Nessov et Kaznyshkina, 1989) в Узбекистане, также ложится в канву этой гипотезы (Несов и др., 1989). Однако для отмеченного обобщения факта древности отдельных находок недостаточно, поскольку теперь известно о присутствии Ceratopidae в апте на западе (штаты Нью-Мексико, Айдахо и Юта) и, предположительно, в альбе на востоке (Мэрилэнд) США (Chinnery, Weischampel, 1998). Противоречия с азиатской гипотезой происхождения рогатых динозавров исчезают, если реконструировать возникновение Берингийского моста на рубеже раннего и позднего мела (что допускается в литературе; см. главу VI) и учесть теоретическую возможность занижения возраста раннемеловых находок в Северной Америке.

Л.А. Несов (1995) допускал наличие в Азии этапа доминирования протоцератопид. По его мнению, он продолжался в течение альба и сеномана (для этого времени установлено несколько видов сомнительной таксономической валидности). С нашей точки зрения, такой, действительно, имел место, но позднее – в течение среднего кампана (рис. 138). Этап связан с разнообразием Protoceratopidae и Bagaceratopidae (Алифанов, 2003, 2005, 2008). Кампанскому процветанию неоцератопсий предшествует умеренное разнообразие Protoceratopidae, в том числе на рубеже альба и сеномана. Появившись в палеонтологической летописи Центральной Азии ещё в юре, в мелу последняя группа существовала здесь наряду с пситтакозаврами только в виде архаичных представителей – Leptoceratopinae, которые в течение раннего мела определяли специфику регионального разнообразия динозавров Центральной Азии, т.е. стали, с фаунистической точки зрения, типичной, или фоновой, группой.

На границе нэмэгэтинского и барунгойотского времени в Центральной Азии представители семейств Protoceratopidae и Bagaceratopidae вымерли. Причина этого события, случившегося задолго до конца мелового периода, не вполне ясна. Основное объяснение - сокращение кормовой базы в связи с изменением внешних условий. Однако если образ жизни азиатских неоцератопсий был тесно связан с водоемами, о чем свидетельствует строение хвостовых позвонков у продвинутых протоцератопид и багацератопид (как отмечалось, оно характеризует хвостовой отдел как специализированный к плаванию), то негативное влияние на распространение этих групп динозавров могли оказать хищники, например, крокодилы из семейства Shamosuchidae (Алифанов, 2005). Прямую конкуренцию за пищу и места обитания рогатым динозаврам, несомненно, составляли утконосые динозавры.

Судя по данным из маастрихта Чукотки (Godefroit et al., 2009), последние представители рогатых динозавров принадлежали семейству Ceratopidae. Не исключено, что они появились на территории северо-восточной части Азии в результате вторичной инвазии из Северной Америки в самом конце мелового периода.

Накопление данных о разнообразии рогатых динозавров в Центральной Азии показывает, что на данной территории обитали представители трёх семейств этой группы: Ceratopidae, Protoceratopidae и Bagaceratopidae (рис. 138). В кампане рогатые динозавры занимали доминирующие позиции по разнообразию среди других групп динозавров, что было достигнуто подъёмом родового и видового разнообразия двух последних семейств. Бурная радиация Ceratopidae имела место не в Центральной Азии, а в Северной Америке. Здесь максимум разнообразия последней группы пришёлся на завершающую часть позднего мела, т.е. на вторую половину кампана и маастрихт.

ВОЗРАСТ	СТРАТИГРАФИЧЕСКИЕ ПОДРАЗДЕЛЕНИЯ (свиты, серии, формации, пачки)		ТАКСОНЫ NEOCERATOPSIA	ДОМИНАНТНЫЕ ГРУППЫ
Маастрихт				
	Каканаутская (Р)		?Ceratopidae indet.	
	Удурчуканская (Р)			
Кампан	Нэмэгэтинская (М)			
	Барунгойотская (М)		Bagaceratopidae: Bagaceratops, Breviceratops, Lamaceratops, Platyceratops, Gobiceratops; Protoceratopidae indet.	Bagaceratopidae
	Джадохтская	Баян- Мандаху (К)	Bagaceratopidae: Magnirostris; Protoceratopidae: Protoceratops hellenicorhinus	Protoceratopidae (Protoceratopinae)
		Тугрикийн- Ширэ (М)	Protoceratopidae: Protoceratops andrewsi	
		Баин-Дзак (М)	Bagaceratopidae indet.; Protoceratopidae: Protoceratops andrewsi, Bainoceratops	
	Ванши	Удан-Сайр (М)	Protoceratopidae: Protoceratops, Udanoceratops	Ceratopidae, Protoceratopidae (Leptoceratopinae)
		Ванши (К)	Ceratopidae: Sinoceratops; Protoceratopidae: Zhuchengceratops	
Сантон	Джабхалантская (М)		Protoceratopidae: Yamaceratops	
Коньяк	Ширэгийн-Гашунская (М)		Protoceratopidae: Graciliceratops	
Турон	Биссектинская (У)		Ceratopidae: Turanoceratops	
Сеноман				

Рис. 138. Рогатые динозавры в позднем мелу Центральной Азии. Пунктиром разделены предположительно одновозрастные стратоны. Обозначения: К – Китай, М – Монголия, Р – Россия, У – Узбекистан.

Утконосые динозавры (Hadrosauridae). Для решения проблем биостратиграфии континентального верхнего мела Азии важнейший ресурс данных представляют утконосые динозавры (Hadrosauridae). Это крупное семейство характерно исключительно для позднемелового времени северных континентов и Южной Америки. В юре и раннем мелу появлению гадрозаврид предшествовало формирование разнообразия других групп птиценогих динозавров (Ornithopoda), среди которых в средней и поздней юре процветало семейство Hypsilophodontidae (Hypsilophodontia). В поздней юре к нему добавляется семейство Jeholosauridae, просуществовавшее почти до конца раннего мела, в отличие от вымерших в конце юры гипсилофодонтид. В конце раннего мела положение доминант перешло к ближайшим родственникам гадрозаврид – семейству Iguanodontidae (Iguanodontia).

Открытие гадрозаврид сопровождалось предположением для них амфибиотического образа жизни. Оно, видимо, близко к истине до сих пор, прежде всего, из-за таких морфологических особенностей, как высокий в основании и уплощённый с боков хвост, о чём многие современные авторы забывают. В рамках альтернативного представления о наземности гадрозаврид предполагается их питание листьями и плодами низкорослых наземных растений, а также способность к миграциям в сухие периоды и в сезоны размножения. В основе многих современных реконструкций биологии группы лежит также попытка её формального сравнения с копытными млекопитающими, на основании некоторых общих сходств: стирание верхнего края зубов, тенденция к формированию крупных размеров (они нередко достигали 10–12 м в длину) и стад (Weishampel, Horner, 1990; Horner et al., 2004).

В кладистических работах гадрозаврид чаще всего представляют монофилетическим таксоном, хотя есть мнение об их дифилии (Horner, 1992). По нему, две основные ветви семейства берут начало от разных форм игуанодонтид (гадрозаврины от Iguanodon – ветвь Hadrosauria, а лямбеозаврины от Ouranosaurus – ветвь Lambeosauria). Дифилия никак не согласуется с большим разнообразием морфотипов черепа у утконосых динозавров по сравнению с игуанодонтидами. Впрочем, в кладистических построениях допускается происхождение гадрозаврид от поздних игуанодонтид.

В составе Hadrosauridae обычно выделяют два подсемейства: Hadrosaurinae и Lambeosaurinae. За рамками подсемейств рассматривается часть форм, которая представляет собой смешанную из продвинутых игуанодонтид и проблематичных утконосых динозавров (образцы неполной сохранности) группу. Некоторые специалисты используют семейственные ранги для подсемейств гадрозаврид на том основании, что оба они довольно разнообразны в родо-видовом отношении.

Судя по хорошо изученным формам, каждая подгруппа гадрозаврид стабильно существовала в течение длительного промежутка времени. Для каждой из них отмечено своеобразие географического распространения. Например, несомненные лямбеозаврины обитали только в Азии и Северной Америке, а гадрозаврины – также в Европе, Южной Америке и Антарктиде. Такое разделение подсемейств в пространстве противоречит гипотезе азиатского происхождения всех гадрозаврид (Milner, Norman, 1984) и, скорее, указывает на исключение из их первичного распространения Южной Америки и Антарктиды. В этом случае древняя Азия могла быть родиной только лямбеозаврин (Godefroit et al., 2003, 2004). Для гадрозаврин вероятно происхождение в Северной Америке, откуда они могли далее проникнуть в Центральную Азию, Европу, Южную Америку и Антарктиду.

Разнообразие гадрозаврид столь велико, что в составе их подсемейств удаётся выявить несколько групп родов, иногда объединяемых под неформальными наименованиями, например: “брахилофозавры”, “критозавры”, “завролофы”, “циньтаозавры”, “гипакрозавры”, “коритозавры” и “паразавролофы” (Prieto-Márquez, 2010). Если в основу классификации группы положить немногие различия в строении костей крыши черепа, где выявляется отчётливый тренд на преобразование костей лобно-носовой области, то появляются возможности сделать некоторые новые филогенетические заключения.

У гадрозаврин (рис. 139, *а–в*) обычно разрастаются предчелюстные кости, которые рострально становятся широкими и уплощёнными. В составе этого подсемейства выделяются “аралозавры”, характеризующиеся такой морфологической особенностью, как развитие лобно-носовой фонтанели: азиатские Bactrosaurus Gilmore, 1933; Aralosaurus Rozhdestvensky, 1968 (рис. 139*, а, б*); Levnesovia Sues et Averianov, 2009; Batyrosaurus Godefroit et al., 2012; возможно, Gilmoreosaurus Gilmore, 1933; североамериканский Lophorothon Langston, 1960. Отметим, что в коллекции Палеонтологического института есть экземпляр небольшого “аралозавра” (ПИН, № 3458/5) с очень маленькой фонтанелью, что не вписывается в представление о её крупном размере у ювенильных особей. Наличие лобно-носовой фонтанели выражено также у рогатых динозавров семейства Ceratopidae (у них фонтанель иногда полностью закрывается дополнительной костной перемычкой носовых и лобных костей, а не обрамляющими её краями этих же костей). В ряде кладистических работ “аралозавры” признаются не только базальными гадрозавридами, или гадрозавроидами (Sues, Averianov, 2009), но и базальными лямбеозавридами (Godefroit et al., 2004). Иногда часть обсуждаемой группы относят к гадрозавроидеям, наряду с продвинутыми игуанодонтиями (Prieto-Márquez, 2010). Относительно недавно “аралозавры” были выделены в особую трибу (Prieto-Márquez et al., 2013a) с включением в неё европейского рода Canardia Prieto-Márquez et al., 2013.

Рис. 139. Некоторые представители утконосых динозавров из позднего мела Казахстана (*а, б, г*), Монголии (*в*) и России (*д*): *а, б* – реконструкция черепа (Рождественский, 1968, рис. 7, 8) “аралозавра” Aralosaurus tuberiferus Rozhdestvensky, 1968 сбоку (*а*) и сверху (*б*); *в* – реконструкция черепа сбоку “завролофа” Saurolophus angustirostris Rozhdestvensky, 1952 сбоку (по: Рождественский, 1965, рис. 4, часть); *г* – реконструкция черепа сбоку “хенеозавра” Kazaklambia convincens Rozhdestvensky, 1968 (по: Рождественский, 1968, рис. 13), *д* – реконструкция черепа “гипакрозавра” Olorotitan arkharensis Godefroit et al., 2003 сбоку (по: Алифанов, 2012ж, рис. 138).

“Эдмонтозавры” отличаются от “аралозавров” закрытием фонтанели, а “брахилофозавры” (“критозавры”) – формированием горбовидного изгиба носовых костей.

У других групп гадрозаврин формируется направленный назад супракраниальный гребень носовых костей. Он небольшой у “прозавролофов” и удлинённый у “завролофов”. Кроме окципитального разрастания этого гребня, у последних происходит миниатюризация и разделение лобных костей. Не исключено, что изоляция лобных костей друг от друга у “завролофов”, – результат наличия на исходной эволюционной стадии этой группы лобно-носовой фонтанели, как у “аралозавров”. Если так, то это обстоятельство ставит “завролофов” в обособленное от “прозавролофов” положение (рис. 140).

В целом гадрозаврины предстают в виде пяти неформальных подгрупп (рис. 140). В некоторых ранних классификациях предполагалось выделение в составе семейства ещё одного подсемейства – Saurolophinae. В современных работах классических гадрозаврин иногда рассматривают уже в составе завролофин, игнорируя представление о типовых таксонах.

Для лямбеозаврин ситуация с выделением неформальных подгрупп выглядит несколько проще. У этих утконосых динозавров окципитальное разрастание предчелюстных костей происходит вместе с формированием крупной носовой полости. В составе лямбеозаврин удаётся выделить ещё две подгруппы: “лямбеозавры” и “паразавролофы”. Представители последних всегда формируют крупный и удлинённый окципитально супракраниальный гребень. Они также отличаются утратой взаимосвязи носовых костей, которая всегда сохраняется у “гипакрозавров”. Таким образом, “лямбеозавры” и “паразавролофы” являются наиболее продвинутыми лямбеозавринами (рис. 140).

Появлению продвинутых групп лямбеозаврин в Азии предшествует распространение имеющих зачаточный супракраниальный гребень “хенеозавров” (рис. 139, *г*). Последние представлены в нескольких местонахождениях и не дают оснований для обсуждения их только в плоскости возрастной изменчивости (вопрос об этом поднимается в практике североамериканских палеонтологов в связи с отказом обособить носителей морфотипа “хенеозавров” таксономически). К “хенеозаврам” более всего близки “гипакрозавры”, о которых говорилось выше (рис. 139, *д*). С нашей точки зрения, так называемые “циньтаозавры” – типичные “гипакрозавры”. Интересно, что, несмотря на попытки выявить в Центральной Азии “паразавролофов” (Godefroit et al., 2001, 2008), у которых супракраниальный гребень вытянут окципитально, они достоверно установлены пока только в Северной Америке.

Рис. 140. Основные подгруппы Hadrosauridae и реконструкция их родственных связей.

ВОЗРАСТ	СВИТЫ, СЕРИИ, ФОРМАЦИИ	ПОДСЕМЕЙСТВА И РОДЫ HADROSAURIDAE	ДОМИНАНТНЫЕ ГРУППЫ
Маастрихт			
	Юйлянзцы (К)	Hadrosaurinae: Wulagasaurus; Lambeosaurinae: Charonosaurus, Sahaliyania	“брахилофозавры” “гипакрозавры” “завролофы”
	Удурчуканская (Р)	Hadrosaurinae: Kundurosaurus, Kerberosaurus; Lambeosaurinae: Olorotitan, Arkharavia, Amurosaurus	
Кампан	Нэмэгэтинская (М)	Hadrosaurinae: Saurolophus; Lambeosaurinae: Barsboldia	“завролофы” “хенеозавры”
	Барунгойотская (М)		
	Джадохтская (М)	Hadrosaurinae: Plesiohadros	“эдмонтозавры”
	Ванши (К)	Hadrosaurinae: Shantungosaurus, Huaxiaosaurus; Lambeosaurinae: Tsintaosaurus	“эдмонтозавры” “гипакрозавры”
Сантон	Нижняя часть красноярковской (Р)	Lambeosaurinae: Nipponosaurus	“хенеозавры”
	Сюксюкская (К)	Lambeosaurinae: Jaxartosaurus, Kazaklambia (‘Procheneosaurus’ convincens)	
	Бостобинская (Кз)	Hadrosaurinae: Aralosaurus, Batyrosaurus	“аралозавры”
	Баинширэинская (М)	Hadrosaurinae: ‘Arstanosaurus’, Gilmoresaurus	
Коньяк	Ирэн-Дабасу (К)	Hadrosaurinae: Bactrosaurus	
	Яловачская (Тд)	Hadrosauridae indet. (“аралозавры”)	
	Жиркиндекская (Кз)		
Турон	Биссектинская (У)	Hadrosaurinae: Levnesovia	
Сеноман			

Рис. 141. Утконосые динозавры в позднем мелу Центральной и Северной Азии. Пунктиром разделены одновозрастные стратоны. Обозначения: Кз – Казахстан, Тд – Таджикистан; остальные обозначения как на рис. 138.

Пожалуй, самый важный факт, который высвечивается при изучении гадрозаврид – этапный ход становления их разнообразия на территории Центральной Азии (рис. 141). Он показывает на первоначальное распространение “аралозавров”, и затем на появление “хенеозавров” и “гипакрозавров”. Ещё одним важным событием стало распространение ближе к концу позднего мела “завролофов”. Оно произошло перед началом доминирования гипакрозавров в маастрихте. Кроме этих групп, в Азии известны “эдмонтозавры” (кампан) и, предположительно, “брахилофозавры” (маастрихт).

4.1.3. Позднемеловые фауны тетрапод Центральной Азии. Состав фаун наземных тетрапод Центральной Азии позднего мела реконструируют через наиболее полные известные комплексы. Значение имеют и характерные для них группы. В качестве основных мы можем выделить серию фаун из Монголии и ряда прилегающих стран, последовательность которых охватывает значительную часть позднего мела. Ниже дана краткая характеристика этих фаун с учётом данных по рогатым и утконосым динозаврам. Некоторые подробности по истории изучения, составу тетрапод и проблемам возраста вмещающих отложений в отношении ряда местонахождений представлены в “Приложении 1”.

Б и с с е к т и н с к а я ф а у н а. Известна по находкам из биссектинской свиты Узбекистана (местонахождение Джаракудук). Свита врезана в морские отложения, поэтому она – единственный центральноазиатский меловой стратон, возраст которого вызывает наименьшие сомнения (рис. 142). Он датируется средним и поздним туроном. По возрасту к биссектинской близка жиркиндекская свита (поздний турон–ранний коньяк) Казахстана, которая согласно подстилает бостобинскую свиту в местонахождении Тюлькили (Kordikova et al., 2001). Среди биссектинских динозавров неоцератопсии представлены Turanoceratops tardabilis Nessov et Kaznyshkina, 1989 (Ceratopidae), а гадрозавриды – Levnesovia transoxiana Sues et Averianov, 2009 (“аралозавр”).

Б а и н ш и р э и н с к а я ф а у н а. В настоящее время именно эта фауна принимается в качестве наиболее ранней для позднего мела Монголии. Сомнение вызывает её датировка, иногда растянутая на всю первую половину позднего мела (рис. 136).

В баинширэинских отложениях Монголии представлены “аралозавры”, в том числе упоминавшийся выше экз. ПИН, №3458/5 (почти полный скелет) из местонахождения Байшин-Цав (в коллекции ПИН РАН он закаталогизирован как Arstanosaurus akkurganensis Shilin et Suslov, 1982; nomen dubium: Алифанов, 2012ж). За пределами Монголии “аралозавры”, кроме биссектинской свиты в Узбекистане, отмечены в яловачской свите в Таджикистане (Аверьянов, Алифанов, 2012), в формации ирэн-дабасу Китая (Bactrosaurus johnsoni Gilmore, 1933: Godefroit et al., 1998) и в бостобинской свите Казахстана (Aralosaurus tuberiferus Rozhdestvensky, 1968: Рождественский, 1968; Godefroit et al., 2004; рис. 139, *а, б*; Batyrosaurus rozhdestvenskyi Godefroit et., 2012: Godefroit et., 2012). Единственная находка баинширэинского рогатого динозавра Protoceratopidae (Graciliceratops mongoliensis Sereno, 2000) происходит из местонахождения Ширэгийн-Гашун в Центральной Монголии (Sereno, 2000). Наибольшее разнообразие баинширэинских тетрапод установлено в формации ирэн-дабасу, для которой однажды ошибочно была указана одновозрастность с нэмэгэтинской свитой Монголии (Van Itterbeeck et al., 2005).

В литературе активно обсуждалась проблема возраста бостобинской свиты Казахстана, которая по остаткам растений датируется сеноном (Шилин, Романова, 1978). Уточнить возраст этой свиты отчасти позволяет факт её согласного залегания поверх жиркиндекской свиты, имеющей, по данным разных авторов, близкий к биссектинскому турон–раннеконьякский возраст. В этом случае бостобинскую свиту, видимо, можно признать возрастным аналогом баинширэинской свиты Монголии и ряда стратонов в других странах Центральной Азии (рис. 142), а также датировать их рубежом коньякого и сантонского веков (но не сантоном–кампаном: Шилин, Романова, 1978, с. 32; см. Приложение 1).

В итоге началу позднего мела в Центральной Азии соответствуют две последовательные по возрасту и близкие по составу тетрапод фауны: биссектинская и баинширэинская. Для них характерно доминирование гадрозаврид “аралозавров” на фоне пониженного и сравнительно архаического разнообразия рогатых динозавров.

Д ж а б х а л а н т с к а я ф а у н а. Эта фауна происходит из джабхалантской свиты, выходящей на юго-востоке Монголии (первоначально считалась аналогом джадохтской свиты в Центральной Монголии). Стратиграфически джабхалантская свита согласно перекрывает баинширэинскую свиту (Eberth et al., 2009). Остатки позвоночных в ней открыты относительно недавно. Среди них, в частности, указан архаичный протоцератопид Yamaceratops dorngobiensis Makovicky et Norell, 2006. Джабхалантская фауна, с нашей точки зрения, занимает промежуточное положение между баинширэинской фауной Монголии и фауной ванши Китая. За пределами Монголии она, предположительно, синхронна сюксюкской свите Казахстана и краснояркoвской свите России (см. стр. 326).

Ф а у н а в а н ш и. Рогатые динозавры из серии Ванши в Китае (Шаньдун) представлены семействами Ceratopidae (Sinoceratops zhuchengensis Xu et al., 2010) и Protoceratopidae (Zhuchengceratops inexpectus Xu et al., 2010). Известный отсюда протоцератопид филогенетически близок к Udanoceratops tschizhovi Kurzanov, 1992 из местонахождения Удан-Сайр в Центральной Монголии, о котором речь пойдёт дальше. В серии Ванши также отмечены панцирный динозавр Pinacosaurus Gilmore, 1933 (Ankylosauridae), который долгое время воспринимался исключительно как джадохтский фаунистический элемент, и утконосый динозавр из подсемейства Lambeosaurinae – Tsintaosaurus spinorhinus Young, 1958. Подсемейственная принадлежность последнего вида не вызывает сомнения после его недавнего переизучения (Prieto-Márquez, Wagner, 2013). Однако, с нашей точки зрения, он – не “хенеозавр” или “циньтаозавр”, а “гипакрозавр”, поскольку для циньтаозавра удаётся реконструировать сравнительно высокий супракраниальный гребень без характерных для “лямбеозавров” и “паразавролофов” особенностей строения. Фауна серии Ванши фиксирует первое появление “гипакрозавров” в летописи.

В фауне ванши, кроме циньтаозавра, известно также два крупных “эдмонтозавра”: Shantungosaurus giganteus Hu, 1973 и Huaxiaosaurus aigahtens Zhao et al., 2011.

Проблема возраста сюксюкской (Казахстан) и красноярковской (Россия) свит. По наличию лямбеозаврин с фауной ванши теоретически можно синхронизировать две проблематичные по возрасту ассоциации динозавров из сюксюкский свиты Казахстана (Jaxartosaurus aralensis Riabinin, 1937; Kazaklambia convincens Rozhdestvensky, 1968; рис. 139, *г*) и красноярковской свиты Сахалина (Nipponosaurus sachalinensis Nagao, 1936). Сахалинская форма происходит из прибрежно-морских отложений, датируемых сантоном–ранним кампаном (Suzuki et al., 2004). Судя по тому, что в указанных свитах представлены несомненные “хенеозавры” (K. convincens, N. sachalinensis), они, видимо, имеют более древний, по сравнению с серией ванши, возраст. Тогда логично сопоставить их с более ранней джабхалантской свитой Монголии (рис. 142).

Рис. 142. Корреляция верхнемеловых стратонов (пачек, свит, формаций, серий) Азии и Канады по комплексам наземных тетрапод. Звёздочками отмечены комплексы с остатками ящериц, пунктиром – наличие физической границы.

О возрасте фауны местонахождения Удан–Сайр. Отложения местонахождения Удан-Сайр (Центральная Монголия) обычно рассматривают частью джадохтской свиты, чему противоречит их иной генезис (видимо, озёрно-аллювильный и пролювиальный, а не озёрно-эоловый) и находка в них такой формы, как Udanoceartops tschizhovi Kurzanov, 1992. Это одна из немногих позднемеловых форм в составе Protoceratopidae, у которой не было обнаружено надскуловых костей (os epijugale) и признаков их прикрепления, что характерно для всех азиатских раннемеловых представителей семейства. Ассоциация динозавров из Удан-Сайра включает теропода Avimimus portentosus Kurzanov, 1981 (Oviraptorosauria), открытого также в местонахождении Шара-Цав (Юго-Восточная Монголия). Перечисленные обстоятельства ставят вмещающие отложения Удан-Сайра (и, видимо, ряд других местонахождений Монголии) в промежуточное положение между баинширэинской и джадохтской свитами (рис. 142). Нами не исключается, что они являются возрастным аналогом серии Ванши Китая. На эту мысль наводит присутствие в фауне ванши рогатого динозавра Zhuchengceratops inexpectus Xu et al., 2010, который филогенетически близок к U. tschizhovi. В этой же фауне отмечены также рогатый динозавр семейства Ceratopidae (Sinoceratops zhuchengensis Xu et al., 2010), анкилозаврид и несколько видов гадрозаврид, о чём подробнее говорилось выше.

Джадохтская фауна. Самый известный динозавр фауны – Protoceratops andrewsi Granger et Gregory, 1923 (Protoceratopidae; рис. 137, *а, б*) – открыт в 1922 г. в Центральной Монголии (местонахождения Баин-Дзак и Тугрикийн-Ширэ). Существует проблема полиморфизма этого вида, обусловленного, как считается, индивидуальными, возрастными и половыми изменениями (Brown, Schlaikjer, 1940). Однако в типовой коллекции удаётся выявить морфотипы (Алифанов, 2012ж), которые указывают на наличие в ней нескольких видов. Из местонахождения Баин-Дзак также описан протоцератопид Bainoceratops efremovi Tereschenko et Alifanov, 2003 (Терещенко, Алифанов, 2003).

Существует проблема перерыва между временем формирования джадохтской и барунгойотской свит, которые очень сходны литологически и по составу встреченных в них таксонов. Однако свиты разделены географически и не имеют физического контакта. Вопрос получил разрешение после изучения разнообразия баругойотских рогатых динозавров, для которых характерны представители семейства Bagaceratopidae, а не Protoceratopidae (Алифанов, 2003, 2008). В формации баян-мандаху (Внутренняя Монголия, Китай) обнаружены архаичный багацератопид Magnirostris (M. dodsoni: You, Dong, 2003) и продвинутый протоцератопид Protoceratops (P. hellenikorhinus: Lambert et al., 2001). Эти факты позволяют охарактеризовать комплекс тетрапод баян-мандаху как переходный от классической “джадохты” к “барунгойоту”. По находкам зубов рогатых дино-

завров фауна баян-мандаху может быть сопоставлена (рис. 142) с фауной из формации милк-ривер (ранний кампан) в Канаде (Альберта), где установлены семейства Bagaceratopidae и Protoceratopidae при доминировании находок последних.

Б а р у н г о й о т с к а я ф а у н а. Долгое время существовало сомнение в необходимости обособления барунгойотской свиты, поскольку по своему генезису она весьма близка к джадохтской свите. Барунгойотскими определяются отложения местонахождений Хульсан и Ухаа-Толгод, а также красноцветные отложения местонахождений Нэмэгэту и Хермин-Цав. В разрезе последних наблюдается переход от барунгойотской к вышележащей нэмэгэтинской свите. Вмещающие отложения местонахождения Холбот (Зос), видимо, соответствуют переходным между этими двумя свитами слоям (см. Приложение 1). Забегая вперёд, отметим, что барунгойотско–нэмэгэтинская граница примечательна тем, что разделяет два этапа исторического развития наземных позвоночных Центральной Азии. Аналогичным является и баинширэинско–джабхалантский рубеж. В других странах границы подобного рода для континентального мела не установлены.

Отмеченная выше проблема была решена нами путём указания преобладания в барунгойотских отложениях остатков представителей рогатых динозавров семейства Bagaceratopidae (в джадохтских отложениях преобладают Protoceratopidae). В барунгойотских отложениях Южной Монголии семейство Bagaceratopidae, как отмечалось выше, представлено пятью видами, большая часть которых принадлежит филогенетически продвинутым формам (Алифанов, 2003, 2008).

За пределами Нэмэгэтинской котловины аналогов барунгойотской фауны нет, кроме, не исключено, одного случая. Речь идёт о формации сёнсо в Южной Корее, из которой описана ящерица Asprosaurus bibongriensis Park et al., 2015. Эта форма, по нашему мнению, принадлежит семейству Cherminotidae, характерному для джадохтского, но особенно для барунгойотского времени.

Н э м э г э т и н с к а я ф а у н а. Характеризуется остатками динозавров из серии местонахождений (Нэмэгэту, Алтан-Ула, Бугийн-Цав, Цаган-Хушу) в Южной Монголии, где выходит на поверхность нэмэгэтинская свита. В фауне рогатых динозавров нет.

Наиболее известным нэмэгэтинским динозавром является гадрозаврид Saurolophus angustirostris Rozhdestvensky, 1952 (рис. 137, *в)*, описанный по серии скелетов и черепов. В Северной Америке виды этого рода происходят из раннего маастрихта, что отчасти сказалось и на определении маастрихтского возраста нэмэгэтинской свиты. Однако более ранний возраст для последней вероятен в силу её согласного залегания на, видимо, среднекампанской по возрасту барунгойотской свите (рис. 136). За пределами Азии нэмэгэтинская свита или частично, или полностью синхронна формации олдмэн (средний–поздний

кампан) в Канаде, которая залегает (с перерывом) стратиграфически выше уже упоминавшейся формации милк-ривер. Последняя, как отмечалось, является аналогом верхов джадохтской свиты в Центральной Азии (рис. 142). Barsboldia sicinskii Maryanska et Osmolska, 1981 – ещё один нэмэгэтинский гадрозаврид, представленный фрагментами посткраниального скелета. В первоописании он условно отнесён к лямбезавринам. Некоторые авторы квалифицируют данный вид как nomen dubium (Norman, Sues, 2000), тогда как в ряде других обзоров (Weishampel, Horner, 1990; Horner et al., 2004; Алифанов, 2012ж) его считают валидным таксоном. Как бы то ни было, нэмэгэтинская фауна фиксирует первое появление в Центральной Азии “завролофов”.

У д у р ч у к а н с к а я ф а у н а. Данная фауна представлена динозаврами из серии местонахождений удурчуканской свиты и формации юйлянцзы российской и китайской частей Приамурья соответственно. Отсутствие в ассоциациях общих видов динозавров ставит под сомнение идентичность их возраста в рамках общего интервала, границы которого разными авторами оцениваются по-разному: от раннего до позднего маастрихта. Российские исследователи уверенно датируют его ранним–«средним» маастрихтом на основании палинологических данных, и по стратиграфическому положению (залеганию поверх отложений на кампанской по возрасту кундурской свиты: Бугдаева и др., 2001).

В сравнении с нэмэгэтинской фауной Монголии, в удурчуканской фауне представлены не Ankylosauridae, а другое семейство панцирных динозавров – предположительно, Nodosauridae (Туманова и др., 2003, 2004). Общим для обсуждаемой фауны является доминирование лямбеозаврин по отношению к гадрозавринам. В Благовещенском местонахождении обнаружены архаичный “гипакрозавр” Amurosaurus riabinini Bolotsky et Kurzanov, 1991 и “завролоф” Kerberosaurus manakini Bolotsky et Godefroit, 2004; в Кундурском местонахождении представлены “гипакрозавры” Olorotitan arkharensis Godefroit et al., 2003 (рис. 137, *д)* и Arkharavia heterocoelica Alifanov et Bolotsky, 2010 (эта форма, отличавшаяся гигантскими размерами, в первоописании ошибочно была отнесена к завроподам: Алифанов, 2012ж), а также, предположительно, “брахилофозавры” Kundurosaurus nagornyi Godefroit et., 2012 и Kerberosaurus manakini Bolotsky et Godefroit, 2004. Из местонахождения Луньгушань (Белые Кручи) на территории Китая известны, видимо, “гипакрозавры” Charonosaurus jiayinensis Godefroit et al., 2000 и Sahaliyania elunchunorum Godefroit et al., 2008 (в первоописании представлены как “паразавролофы”) и “брахилофозавр” Wulagasaurus dongi Godefroit et al., 2008. Продвинутость гадрозаврид из Луньгушаня указывает на его, возможно, несколько более поздний возраст вмещающих отложений по сравнению с таковыми других приамурских местонахождений, что, однако, требует привлечения дополнительных данных и нового обсуждения.

Не исключено, что различия в составах разных ассоциаций гадрозаврид удурчуканской фауны связаны не только с их асинхронностью, но и с различиями ландшафтно-географического характера. Удурчуканская фауна, несомненно, представляет собой более поздний этап эволюции динозавров по сравнению с нэмэгэтинской. Ей наследует каканаутская фауна.

К а к а н а у т с к а я ф а у н а. Это самая поздняя и северная фауна меловых тетрапод Азии. Подробно она была охарактеризована относительно недавно по фрагментарным находкам динозавров из одноимённой свиты на Чукотке (Godefroit et al., 2009), перекрывающей маастрихтские отложения морского генезиса. Может иметь возраст в пределах «среднего»–позднего маастрихта (Щепетов и др., 2008). Находки – изолированные кости и зубы – принадлежат динозаврам, в основном тероподам. По составу каканаутская фауна близка приамурской фауне, но отличается другими доминантами. В частности, в ней невелика представленность остатков гадрозаврид, а также отмечено присутствие семейств Hypsilophodontidae и, предположительно, Ceratopidae, которые не известны в более обильной и, видимо, более ранней удурчуканской фауне. Более всего каканаутские динозавры по составу напоминают маастрихтских в Северной Америке. Фауна, несомненно, является терминальной для позднего мела Азии, по крайней мере, выглядит таковой в сравнении с претендовавшей ранее на эту роль нэмэгэтинской фауной Монголии.

И т о г о в а я с х е м а (рис. 143). Представленные выше материалы допускают возможность биостратиграфических корреляций для континентальных отложений позднего мела Монголии и примыкающих к ней стран Центральной Азии. Они позволяют реконструировать, видимо, непрерывную последовательность фаун наземных тетрапод: биссектинская (поздний турон–ранний коньяк), баинширэинская (поздний коньяк–ранний сантон), джабхалантская (поздний сантон), ванши (ранний кампан), джадохтская (ранний–средний кампан), барунгойотская (средний–поздний кампан), нэмэгэтинская (поздний кампан), удурчуканская (ранний–«средний» маастрихт) и каканаутская («средний»–поздний маастрихт). Эти фауны характеризуют несколько этапов исторического развития тетрапод: биссектинско–баинширэинский (доминирование «аралозавров»), ванши-джабхалантский (распространение архаичных лямбеозаврин и гадрозаврин), джадохтско-баругойотский (расцвет неоцератопсий семейств Protoceratopidae и Bagaceratopidae), нэмэгэтинско–каканаутский (появление “завролофов”, рост разнообразия “гипакрозавров”).

Большая часть перечисленных ископаемых фаун Центральной Азии включает ящериц.

ВОЗРАСТ	КОМПЛЕКСЫ				ФАУНЫ	ЭТАПЫ ИСТОРИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ
	Монголия	Китай	Казахстан	Россия, Узбекистан Таджикистан		
Маастрихт				Каканаутский (Р)	Каканаутская	НЭМЭГЭТИНСКО-КАКАНАУТСКИЙ
		Юйлянцзы		Удурчуканский (Р)	Удурчуканская	
Кампан	* Нэмэгэтинский				Нэмэгэтинская	
	* Барунгойотский				Барунгойотская	ДЖАДОХТО-БАРУНГОЙОТСКИЙ
		* Баян-Мандаху			Джадохтская	
	* Джадохтский					
	* Удан - Сайр	* Ванши			Ванши	ВАНШИ-ДЖАБХАЛАНТСКИЙ
Сантон	Джабхалантский		Сюксюкский	Красноярковский (Р)	Джабхалантская	
Коньяк	Баинширэинский	Ирэн-Дабасу	Бостобинский *	Яловачский (Т)	Баинширэинская	БИССЕКТИНСКО-БАИНШИРЭИНСКИЙ
Турон			Жиркиндекский *	* Биссектинский (У)	Биссектинская	
Сеноман						

Рис. 143. Позднемеловые комплексы, фауны и этапы исторического развития наземных тетрапод Центральной и Северо-Восточной Азии. Звёздочкой отмечено наличие находок ящериц. Обозначения: Р – Россия, Т – Таджикистан, У – Узбекистан.

4.2. Становление и развитие разнообразия ящериц Центральной Азии в мезозое и раннем кайнозое

Раздел детализирует особенности эволюционного разнообразия ящериц в Центральной Азии через фиксацию изменений в составах их ассоциаций от момента появления группы в геологической летописи до современности. Возраст меловых ассоциаций приведён по первоисточникам или по результатам дискуссии, когда она имела место, а также в соответствии с данными, изложенными в предыдущем разделе настоящей главы.

4.2.1. Юрско-раннемеловой этап (рис. 144, 145)**.**

С р е д н я я – п о з д н я я ю р а. Самая древняя ящерица Азии – Changetisaurus estesi Nessov, 1992 – происходит из средней юры Казахстана. Как и Sharovisaurus karatauensis Hecht et Hecht, 1984 и Mimobecklesisaurus gansuensis Li, 1991 из поздней юры Казахстана и Китая соответственно, она принадлежит к семейству Paramacellodidae. Последнее было широко представлено в Европе (средняя юра–неоком Англии; поздняя юра Германии и Португалии), Северной Америке (поздняя юра США) и Африке (поздняя юра Танзании; неоком Марокко). Группа представляет собой единственное в юре семейство центральноазиатских ящериц, которое здесь доживает до конца барунгойотского времени (средний–поздний кампан) в виде Parmeosaurus scutatus Gao et Nessov, 2000.

Р а н н и й н е о к о м. Данному возрасту соответствует единственная находка ящерицы из ходжиабатской свиты Кыргызстана, принадлежащая представителю семейства Ardeosauridae. Судя по этой и более поздним находкам из других регионов Центральной Азии, можно предположить, что на рубеже юры и мела здесь произошла смена доминировавших семейств от Paramacellodidae к Ardeosauridae. Редкость неокомских находок ящериц, видимо, связана не только с тафономическими условиями, но и в целом с пониженным разнообразием тетрапод, находки которых для этого интервала, как и для самого конца юры, сравнительно редки.

ВОЗРАСТ		ФАУНЫ	МОНГОЛИЯ	РОССИЯ И СТРАНЫ СРЕДНЕЙ АЗИИ	КИТАЙ	ЯПОНИЯ И ТАИЛАНД
РАННИЙ МЕЛ	Альб			**Нижняя часть ходжакульской свиты (Узбекистан)** Ardeosauridae, Hodzhakuliidae, Temujiniidae, Xenosauridae		
	Апт	ХУХТЫКСКАЯ	**Хухтыкский горизонт** Ardeosauridae, Dorsetisauridae, Gekkonidae, Globauridae, Hodzhakuliidae, Paramacellodidae, Eoxantidae, Temujiniidae, Xenosauridae		**Формация душань (Шаньдун)** Hodzhakuliidae	**Формация нижняя сасаяма (Хего, Япония)** Hodzhakuliidae
		ШИНЭХУДУКСКАЯ		**Илекская свита (Россия)** ?Paramacellodidae, ?Xenosauridae **Муртойская свита (Россия)** Paramacellodidae indet.	**Серия Джехол (Ляонин)** Ardeosauridae	**Серия Тетори: формация куваджима (Исикава, Япония)** Dorsetisauridae, Dolichosauridae; **формация окуродани (Гифу, Япония)** Ardeosauridae
	Баррем	ЦАГАНЦАБСКАЯ	**Формация оош** Ardeosauridae **Цаганцабский горизонт** Globauridae, ?Bavarisauridae			**Серия Хорат (Таиланд)** Dorsetisauridae
	Готерив					
	Валанжин			**Ходжиабадская свита (Кыргызстан)** Ardeosauridae		
	Берриас					
ЮРА	ВЕРХНЯЯ			**Свита карабастау (Казахстан)** Paramacellodidae	**Формация чицзиньбу (Ганьсу) и цигу (Синьзян-Уйгурский АО)** Paramacellodidae	
	СРЕДНЯЯ			**Балабансайская свита (Кыргызстан)** Paramacellodidae		

Рис. 144. Основные юрские и раннемеловые ассоциации ящериц Азии и их состав.

П о з д н и й н е о к о м – б а р р е м (ц а г а н ц а б с к а я ф а у н а). К неоком–барремскому интервалу можно предварительно отнести только три ассоциации. Они представлены единичными и фрагментарными находками. Одна из них происходит из цаганцабских отложений Северо-Западной Монголии (местонахождение Татал), где отмечено семейство Bavarisauridae, другая – из Таиланда (формация сао-хуа, серия Хорат), предположительно принадлежащая к Dorsetisaurudae (опред. автора). Norellius nyctisaurops Conrad et Daza, 2015 из формации оош в Монголии относится к семейству Ardeosauridae (определение автора). Последняя группа становится особенно разнообразной на следующем этапе.

Б а р р е м – а п т (ш и н э х у д у к с к а я ф а у н а). Большое количество родов и видов ящериц, датируемых этим временем, установлено в серии Джехол в Китае: Jehololacerta formosa Ji et Ren, 1999 (Хэбэй); Dalinghosaurus longidigitus Ji, 1998; Liaoningolacerta brevirostra Ji, 2005; Liushusaurus acanthocaudata Evans et Wang, 2010; Yabeinosaurus tenuis Endo et Shikama, 1942 (Ляонин). Обилие находок часто сопровождается их полнотой (нередко образцы представлены в виде черепов и скелетов на породе). Нами все виды отнесены к одному семейству – Ardeosauridae. Дополняют разнообразие баррем–аптских ящериц единичные находки из илекской (?Paramacellodidae indet., ?Xenosauridae indet.) и муртойской (Paramacellodidae indet.) свит в России (Кемеровская область и Забайкалье соответственно). Две формы происходят из серии Тетори в Японии: Kuwajimalla kagaensis Evans et Manabe, 2008 (Dorsetisauridae; опред. автора; формация куваджима, Искиава) и Sakurasaurus shokawensis Evans et Manabe, 1999 (Ardeosauridae; опред. автора; формация окуродани, Гифу). Из формации куваджима также описан представитель семейства Dolichosauridae (Mosasauroidea) – Kaganaias hakusanensis Evans et al., 2006). В целом следует отметить более высокое разнообразие ящериц указанного возрастного интервала по сравнению с юрским и неокомским.

А п т – а л ь б (х у х т ы к с к а я ф а у н а). Интервал представлен ассоциацией ящериц из местонахождения Хобур (Монголия), содержащей 9 семейств, что на фоне составов остальных раннемеловых ассоциаций можно интерпретировать как подъём разнообразия. Четыре семейства (Dorsetisauridae, Ardeosauridae, Globauridae, Paramacellodidae) известны из более древних отложений. Пять семейств (ископаемые Hodzhakuliidae, Eoxantidae, Temujiniidae и современные Gekkonidae s.l. и Xenosauridae) появляются в летописи впервые и являются для этого времени эндемиками Центральной Азии. В целом в Хобуре по числу семейств отмечается преобладание Scincomorpha над остальными инфраотрядами (5:4). Фоновой группой в местонахождении, по нашему мнению, является семейство Ardeosauridae.

Рис. 145. Распространение семейств ящериц в юре и раннем мелу Азии и реконструкция стадий (I–IV) их разнообразия (I–II – стадии роста, III – подъёма, IV – спада). Обозначения стран: К – Китай, Кг – Кыргызстан, Кз – Казахстан, М – Монголия, Р – Россия, Т – Таиланд, У – Узбекистан, Я – Япония.

Из апт–альба Китая (формация душань, Шандунь) и Японии (нижняя сасаяма, Хего) указаны две формы: Pachygenys thlastesa Gao et Cheng, 1999 и P. adashii Ikeda et al., 2015 (соответственно). Это продвинутые представители семейства Hodzhakuliidae. В Хобуре группа представлена несколькими видами, в том числе Hodzhakulia magna Nessov, 1985, который установлен ранее из отложений позднего альба Узбекистана. Продвинутые ходжакулииды в Хобуре также отмечены (Carnoscincus eublepharus Alifanov, 2016). Данные по последнему семейству наиболее показательны для конца раннего мела. Охарактеризовать подобным образом других эндемиков раннего мела Центральной Азии пока затруднительно в силу недостатка фактических данных.

П о з д н и й а л ь б. Этот временной интервал представляет единственная для самого конца раннего мела ассоциация, которая происходит из низов ходжакульской свиты в Узбекистане. Находки ящериц отсюда принадлежат семействам Ardeosauridae, Hodzhakuliidae (Hodzhakulia magna Nessov, 1985), Xenosauridae (Oxia karakalpakensis Nessov, 1985) и Temujiniidae. Все группы отмечены в хобурской ассоциации. От неё ходжакульская ассоциация отличается бедностью состава и явной утратой доминирующей позиции Scincomorpha.

4.2.2. Позднемеловой этап (рис. 146, 147).

Поздний турон – ранний сантон (биссектинская и баинширэинская фауны). Данному интервалу соответствуют три ассоциации ящериц из отложений биссектинской свиты Узбекистана, жиркиндекской и бостобинской свит Казахстана (Северо-Восточное Приаралье). По числу остатков и таксономическому составу наиболее богата первая из них.

ВОЗРАСТ	ФАУНЫ	АССОЦИАЦИИ		
		МОНГОЛИЯ	КИТАЙ (К), УЗБЕКИСТАН (У)	КАЗАХСТАН
Кампан	Нэмэгэтинская	**Нэмэгэтинская свита** Parasaniwidae, Mongolochamopidae, Tupinambidae		
	Барунгойотская	**Барунгойтская свита** Slavoiidae, Eoxantidae, Ardeosauridae, Carusiidae, Globauridae, Paramacellodidae, Cherminotidae, Saniwididae, Parasaniwidae, Gekkonidae, Phrynosomatidae, Polrussiidae, Temujiniidae, Paravaranidae, Priscagamidae, Pleurodontagamidae, Gladidenagamidae fam. nov., Gilmoreteiidae, Cherminsauridae, Mongolochamopidae, Pyramicephalosauridae, Adamisauridae, Isodontosauridae		
	Джадохтская		**Формация баян-мандаху (К)** Anguidae, Cherminotidae, Parasaniwidae, Phrynosomatidae, Polrussiidae, Gladidenagamidae fam. nov., Priscagamidae, Mongolochamopidae, Adamisauridae, Isodontosauridae	
		Джадохтская свита Eoxantidae, Globauridae, Carusiidae, Anguidae, Saniwididae, Cherminotidae, Gladidenagamidae fam. nov., Parasaniwidae, Phrynosomatidae, Priscagamidae, Pleurodontagamidae, Gilmoreteiidae, Mongolochamopidae, Adamisauridae, Isodontosauridae		
	Ванши	**Слои местонахождения Удан-Сайр** Gilmoreteiidae, Parasaniwidae, Mongolochamopidae	**Формация цзюпа (К)** Gilmoreteiidae **Формация наньсён (К)** Gilmoreteiidae, Parasaniwidae	
Сантон	Джабхалантская			
Коньяк	Баинширэинская			**Бостобинская свита** Slavoiidae
Турон	Биссектинская		**Биссектинская свита (У)** Parasaniwidae, Pleurodontagamidae, Priscagamidae Mongolochamopidae	**Жиркидекская свита** ?Parasaniwidae
Сеноман				

Рис. 146. Основные позднемеловые ассоциации ящериц Центральной Азии и их состав.

<table>
<tr><th>ВОЗРАСТ</th><th>ФАУНЫ ТЕТРАПОД</th><th>АССОЦИАЦИИ ЯЩЕРИЦ</th><th colspan="7">ТАКСОНЫ</th></tr>
<tr><td rowspan="3">Маастрихт</td><td></td><td rowspan="3"></td><td colspan="7" rowspan="3"></td></tr>
<tr><td>Каканаутская</td></tr>
<tr><td>Удурчуканская</td></tr>
<tr><td rowspan="4">Кампан</td><td>Нэмэгэтинская</td><td>Нэмэгэтинская (М)</td><td rowspan="4">Mongolochamopidae, Parasaniwidae</td><td colspan="5">Tupinambidae</td><td>IV</td></tr>
<tr><td>Барунгойотская</td><td>Барунгойотская (М)</td><td rowspan="2">Priscagamidae, Pleurodontagamidae</td><td rowspan="3">Slavoiidae</td><td rowspan="3">Gilmoreteiidae</td><td rowspan="3">Gladidenagamidae, Phrynosomatidae, Polrussiidae, Isodontosauridae, Adamisauridae, Carusiidae, Saniwididae Cherminotidae</td><td>Cherminsauridae, Paravaranidae, Pyramicephalo-sauridae</td><td>III</td></tr>
<tr><td>Джадохтская</td><td>Джадохтская (М)
Баян-Мандаху (К)</td><td>Anguidae</td><td rowspan="2">II</td></tr>
<tr><td>Ванши</td><td>Удан-Сайр (М), Цзюпа (К), Наньсён (К)</td></tr>
<tr><td>Сантон</td><td>Джабхалантская</td><td></td><td rowspan="3">I</td></tr>
<tr><td>Коньяк</td><td>Баинширэинская</td><td>Бостобинская (Кз)</td></tr>
<tr><td>Турон</td><td>Биссектинская</td><td>Жиркиндекская (Кз), Биссектинская (У)</td></tr>
<tr><td>Сеноман</td><td></td><td></td><td></td></tr>
</table>

Рис. 147. Распространение семейств ящериц в позднем мелу Центральной Азии и реконструкция стадий (I–IV) их разнообразия. Обозначения стран как на рис. 145.

Биссектинская ассоциация указывает на кардинальную смену состава ящериц при переходе от раннего к позднему мелу, который ознаменовался появлением новых доминант в виде семейств Mongolochamopidae, Parasaniwidae, Priscagamidae и Pleurodontagamidae. Все эти группы характерны также для большей части позднего мела Центральной Азии. Семейство Slavoiidae появляется в бостобинской фауне. Оно, как и Pleurodontagamidae, является эндемиком Центральной Азии. Отмеченный интервал в целом характеризуется сравнительно низким разнообразием. Его рост отмечается на более поздних стадиях, достигая максимума в барунгойотское время.

Р а н н и й к а м п а н (ф а у н а в а н ш и). Находок ящериц из позднего сантона, соответствующих джабхалантской фауне, нет. Из формаций цзюпа (Хэнань) и наньсён (Цзянси) в Китае, являющихся, видимо, аналогами серии Ванши, происходят остатки ящериц семейств Parasaniwidae (Chianghsia Mo et al., 2012) и Gilmoreteiidae (Tianyusaurus Lü et al., 2008). Последнее представлено архаичной формой. Её появление отличает фауну ванши от предыдущего и последующего этапов, но в целом сближает с джадохтско-барунгойотским этапом исторического развития. Во вмещающих отложениях местонахождения Удан-Сайр также известна ассоциация ящериц, куда входят семейства Mongolochamopidae, Gilmoreteiidae и Prasaniwidae. Этот состав позволяет отметить первую и последнюю группы в качестве доминирующих до начала расцвета ящериц в среднем кампане.

Р а н н и й – с р е д н и й к а м п а н (д ж а д о х т с к а я ф а у н а). Богатые ассоциации данного этапа происходят из отложений джадохтской свиты. В них отмечается появление ряда известных ещё в раннем мелу семейств (Gekkonidae s.l., Eoxantidae, Temujiniidae, Globauridae) и восьми новых (Carusiidae, Cherminotidae, Polrussiidae, Phrynosomatidae, Gladidenagamidae fam. nov., Adamisauridae, Isodontosauridae, Saniwididae). Специфический элемент данного этапа – современное семейство Anguidae. Всего для рассматриваемого возрастного отрезка удаётся определить наличие 15 семейств (рис. 146).

С р е д н и й – п о з д н и й к а м п а н (б а р у н г о й о т с к а я ф а у н а). Этому времени соответствует самая разнообразная таксономически и многочисленная по числу образцов ассоциация ящериц в Центральной Азии. Она включает все элементы предшествующего этапа, кроме Anguidae, и несколько новых групп (Cherminsauridae, Paravaranidae и Pyramicephalosauridae). Для интервала характерны такие юрско–раннемеловые элементы, как Ardeosauridae, Paramacellodidae (в дополнение к списку подобных на предыдущей стадии). Появившиеся раньше Cherminotidae, Gilmoreteiidae, Mongolochamopidae, Priscagamidae и Parasaniwidae, на данном временном отрезке очень разнообразны в родовом и видовом отношении. Всего в барунгойотской ассоциации ящериц отмечено 23 семейства.

П о з д н и й к а м п а н (н э м э г э т и н с к а я ф а у н а). Ассоциация данного возраста происходит из нэмэгэтинской свиты двух близкорасположенных местонахождений в Южной Монголии: Гурилийн-Цав и Цаган-Хушу. В нэмэгэтинское время фактическое число семейств ящериц резко сократилось – до трёх (Parasaniwidae, Tupinambidae, Mongolochamopidae), т.е. почти в восемь раз. В ассоциации впервые для Центральной Азии отмечены Tupinambidae, распространённые ныне в Южной и Северной Америке, а в позднем мелу – в Северной Америке и Европе. По составу комплекс нэмэгэтинских ящериц соответствует доминантам конца мела Северной Америки (Gao, Fox, 1996), где особенно разнообразны семейства Mongolochamopidae и Tupinambidae. Нэмэгэтинская ассоциация ящериц самая поздняя для мела Центральной Азии.

4.2.3. Палеогеновый этап (рис. 148, 149)

П о з д н и й п а л е о ц е н. Находки позднепалеоценовых ящериц редки. В Южной Монголии отмечена небольшая группа форм из единственного местонахождения – Цаган-Сайр. Ей соответствует ассоциация из отложений формации ван-ху-дунь в Китае (Аньхой). Одна находка происходит из Казахстана (Джилга). По этим данным установлено наличие в позднем палеоцене семейств Changjiangosauridae, Agamidae и Parasaniwidae. Первые два – новые для Центральной Азии группы, а последнее представлено также в позднем мелу.

ВОЗРАСТ		Монголия	Средняя Азия	Китай
ПЛЕЙСТОЦЕН			**Рудный Алтай (Кз)** Scincidae	**Чжанпин (Шн)** Agamidae
ПЛИОЦЕН	Поздний		**Бадхыз (Ту)** Scincidae; Lacertidae; Varanidae, Varanus; Agamidae	
	Средний			
	Ранний		**Сор (Та)** Varanidae	
МИОЦЕН	Поздний	**Буйлстын-Худанг (ДО)** Lacertidae		
	Средний			
	Ранний	**Олон-Овоны-Денг (ДО)** Scincomorpha indet., Lacertidae, ?†Glyptosauridae (ВГ, ДО)		
ОЛИГОЦЕН	Поздний			
	Ранний	**Эргийлин-Дзо, Хоер-Дзан (ВГ), Тацин-Гол, Шанд-Гол (ДО)** Lacertidae (ВГ, ДО); Varanidae, Saniwa cf. grandis, S. cf. crassa (ВГ); †Glyptosauridae (ВГ, ДО); †Arretosauridae (ВГ); Uromastycidae; Agamidae (ДО)	**Зайсан (Кз)** †Glyptosauridae	
ЭОЦЕН	Поздний			**Шара-Мурун (ВМ)** †Arretosauridae, ?Agamidae, Glyptosauridae **Хеди (Шнс)** †Arretosauridae, Agamidae
	Средний	**Хайчин-Ула II, III (ЮГ), Мерген (ВГ)** Varanidae, Saniwa cf. grandis (ЮГ); †Glyptosauridae (ВГ); †Arretosauridae (ЮГ, ВГ); †Changjiangosauridae (ЮГ); Uromastycidae (ЮГ, ВГ); Agamidae (ЮГ)		**Гетаоянь (Хн)** †Changjiangosauridae, Uromastycidae **Хуадянь (Цз)** Agamidae
	Ранний	**Цаган –Хушу (ЮГ)** Varanidae, Saniwa cf. paucidens; †Glyptosauridae; Uromastycidae	**Андарак (Кг)** Varanidae, †Changjiangosauridae, Uromastycidae	
ПАЛЕОЦЕН	Поздний	**Цаган-Сайр (ЮГ)** †Parasaniwidae, Agamidae, †Changjiangosauridae	**Джилга (Кз)** ?Agamidae	**Ван-Ху-Дунь (Ан)** †Parasaniwidae, Agamidae, †Changjiangosauridae

Рис.148. Основные кайнозойские ассоциации ящериц Азии и их состав. Обозначения стран: М – Монголия, Кз – Казахстан; Кг – Кыргызстан, Та – Таджикистан, Ту – Туркмения; географические области Монголии: ВГ – Юго-Восточная Гоби, До – Долина озёр, ЮГ – Южная Гоби); провинции Китая: Ан – Аньхой, ВМ – Внутренняя Монголия, Шн – Шэнси, Шнс – Шаньси, Хн – Хэнань.

Э о ц е н. Раннеэоценовые ассоциации ящериц представлены в местонахождениях Цаган-Хушу (Южная Монголия) и Андарак (Кыргызстан). Для этого времени характерно появление целого ряда новых семейств: Glyptosauridae (Melanosaurinae) и Uromastycidae. Varanidae (Saniwa: S. cf. paucidens, S. cf. grandis) замещают более ранних Parasaniwidae.

Среднеэоценовые ассоциации ящериц самые богатые в кайнозое Азии и, видимо, мира. Крупнейшие из них происходят из местонахождений Хайчин-Ула II и III в Южной Монголии и Мерген в Юго-Восточной Монголии. Небольшим дополнением к ним являются несколько находок из Китая. Материалы из среднего эоцена также определяют новую стадию палеогенового разнообразия ящериц. Для этого возраста обычны игуаноморфы семейства Arretosauridae на фоне доминирования пахиглосс семейств Changjiangosauridae, Uromastycidae и Agamidae. Одним из показателей процветания чанзянозаврид является достижение их представителем (Lentisaurus giganteus Alifanov, 2009) крупных для ящериц размеров (до 1.5–2 м в длину). Интересно, что в ассоциации местонахождения Хайчин-Ула II более разнообразны Changjiangosauridae, а в местонахождении Мерген – Uromastycidae. Для среднего эоцена отмечен паритет ископаемых и современных семейств. Ещё одна особенность заключена в появлении в Центральной Азии первых змей семейств Boidae (удавы), Anilidae (вальковатые) и Acrochordidae (бородавчатые; опред. автора). Эти материалы происходят из местонахождения Хайчин-Ула II (Монголия).

К началу позднего эоцена в составе Glyptosauridae происходит смена подсемейства (Melanosaurinae на Glyptosaurinae), а Changjiangosauridae вымирают (рис. 149), что позволяет зафиксировать небольшой и кратковременный спад разнообразия ящериц.

Рис. 149. Распространение семейств ящериц в палеогене Азии и реконструкций стадий (I–VI) их разнообразия (I, II – стадии роста, III, V – подъёма, IV, VI – спада). Обозначения стран как на рис. 7.

Р а н н и й о л и г о ц е н. О разнообразии ящериц Центральной Азии в данном интервале лучше всего судить по находкам из местонахождений Хоер-Дзан и Эргилийн-Дзо в Юго-Восточной Монголии. На этой стадии в составе группы произошли новые изменения, которые имеют незначительный масштаб. Речь идёт о появлении неизвестного ранее вида рода Saniwa (S. cf. crassa). В раннем олигоцене качественным событием является распространение семейства Lacertidae. Впервые устанавливается преобладание современных семейств над ископаемыми, а состав сцинкогекономорф и игуаний выравнивается по числу семейств.

4.2.4. Неогеново – четвертичный этап (рис. 147)

М и о ц е н. Видимо, в течение второй половины олигоцена из летописи Центральной Азии полностью исчезают ископаемые семейства Arretosauridae и Glyptosauridae, а также архаичные представители семейств Agamidae, Uromastycidae и Varanidae. В миоцене разнообразие ящериц фактически представлено одним семейством – Lacertidae (ряд находок достоверно до семейств определить не удаётся).

П л и о ц е н – п л е й с т о ц е н. Большинство характерных для этого интервала семейств обнаружено в позднем плиоцене Туркмении (Ананьева, Горелов, 1981). Элементом сообществ этого времени впервые становятся Scincidae. После палеогенового отсутствия восстанавливают своё распространение в Центральной Азии Gekkonidae. Для неогена характерно доминирование сцинкогекономорф, что ранее имело место в допозднемеловое время. Varanidae и Agamidae представлены только типовыми подсемействами (варанид с раннего плиоцена характеризует подрод Psammosaurus). В составе всех указанных семейств вымерших родов не установлено, однако в плейстоцене распространены некоторые не характерные для современности виды. В настоящий момент для Центральной Азии наиболее обычным является семейство Lacertidae. В южных районах этого региона встречаются также семейства Agamidae, Gekkonidae s.l., Varanidae и Scincidae.

4.3. Заключительные замечания (рис. 150, 151)

Для мезозоя и палеогена Центральной Азии реконструировано три отчётливых эволюционных этапа: юрско–раннемеловой, позднемеловой и палеогеновый. Все они отличаются друг от друга по составу и доминантам. Каждый такой этап включает серию стадий (всего 14), которые соответствуют фазам накопления разнообразия, его подъёма и падения. Подъёмы разнообразия имели место в апт–альбе, среднем кампане и палеогене. Между эволюционными этапами формировались интервалы кризисных событий (альб–сеноман, поздний кампан, олигоцен–миоцен), после которых состав ассоциаций ящериц существенно обновлялся.

Рис. 150. Соотношение семейств Scincogekkonomorpha (SG) и Iguania (I) в Центральной Азии на разных этапах от раннего мела до современности.

Для юры и раннего мела установлено 11 семейств. В ассоциациях ящериц доминировали разные группы Scincomorpha (Paramacellodidae в юре, Ardeosauridae в течение раннего мела и Hodzhakuiidae в апте и альбе). Сцинкоморфы преобладают над игуаниями в соотношении – 9:2 (в Хобуре – 8:1).

Максимального подъёма разнообразия ящерицы достигают в позднем мелу. В это время существовали группы, характерные для предыдущего (раннемелового) этапа. Из раннего мела в поздний перешло шесть семейств предшествующего этапа: Eoxantidae, Globauridae, Ardeosauridae, Paramacellodidae, Gekkonidae s.l., Temujiniidae). Новые элементы представлены 19 семействами. В позднем мелу наблюдается превышение вымерших семейств над современными – 21:4. Новизну позднемеловой фаунистической ситуации в Азии подчеркивает также преобладание игуаний над сцинкогекономорфами – 14:11. В числе новых позднемеловых семейств они имели значительное преимущество (12:7).

Среди новых позднемеловых сцинкогекономорф наибольшее разнообразие показывает микроотряд Platynota, который палеонтологически представлен серией вымерших семейств (Parasaniwidae, Saniwididae и Cherminotidae). Группа обычна и в кайнозое: Parasaniwidae (палеоцен) и Varanidae (Saniwa в эоцене и олигоцене, Varanus в неогене). Заметим, что в современности платиноты распространены в виде четырёх семейств (Lanthanotidae, Helodermatidae, Anniellidae и Varanidae), но высокое видовое разнообразие сформировано только одним – Varanidae.

Для мела Азии наблюдается значительный рост эндемизма. На раннемеловом этапе он устанавливается на уровне 5 семейств. В позднем мелу число эндемичных групп возрастает до 12 (Adamisauridae, Carusiidae, Cherminsauridae, Gilmoreteiidae, Parasaniwididae, Paravaranidae, Polrussiidae, Priscagamidae, Pleurodontagamidae, Slavoiidae, Paravaranidae, Gladidenagamidae fam. nov.).

Среди игуаний в позднем мелу особенно многочисленны и разнообразны ящерицы микроотрядов Macrocephalosauria и Priscagamia (Chamaeleomorpha): на их долю приходится семь семейств и весьма внушительный родовой и видовой состав. Элементом меловых ассоциаций в составе игуаний стали также игуаноморфы трёх семейств (Temujiniidae, Phrynosomatidae, Polrussiidae). В палеогене эта же группа представлена ещё одним семейством – Arretosauruidae.

Доминантами палеогена, с которыми связан ещё один этап разнообразия, является микроотряд Pachyglossa (Uromastycidae, Changjiangosauridae и Agamidae). В эоцене его представители составляют половину от общего семейственного разнообразия ящериц. В позднем мелу раннекайнозойским пахиглоссам предшествовали более архаичные и менее разнообразные Isodontosauridae.

Рис. 151. Соотношения ископаемых (F) и современных (R) семейств ящериц Центральной Азии в донеогеновое время.

Резкое сокращение разнообразия ящериц Центральной Азии отмечено во второй половине олигоцена. В неогене оно приходит к современному состоянию. Кроме известных ранее Lacertidae, Agamidae и Varanidae, среди ящериц впервые появились Scincidae. В силу отрывочности и малочисленности данных конкретные детали хода становления разнообразия ящериц на территории Центральной Азии в течение неогена пока остаются недостаточно ясными.

ГЛАВА V. ЯЩЕРИЦЫ В БИОЦЕНОЗАХ МЕЛА И ПАЛЕОГЕНА ЦЕНТРАЛЬНОЙ АЗИИ

В настоящей главе обсуждаются проблемы, связанные, прежде всего, с условиями обитания ящериц в далёком прошлом. Данная тема заслуживает внимания также тем, что может быть представлена интересными с палеоэкологической точки зрения фактами и реконструкциями. Она также позволяет привлечь ряд известных гипотез и обсудить несколько разноуровневых проблем: в частности, динамику разнообразия семейств ископаемых ящериц Центральной Азии во времени, с точки зрения биотических и абиотических причин, влиявших на ход и специфику становления этого разнообразия, место ящериц в сообществах тетрапод Центральной Азии, их конкурентоспособность с другими группами, аспекты физиологической экологии отдельных ископаемых форм и ряд других проблем.

5.1. Физиологическая экология ящериц в свете данных палеонтологии

5.1.1. Краткий очерк по физиологической экологии современных форм. Данный раздел позволяет подчеркнуть главное из того, что присуще современным ящерицам и что позволяет им выживать в различных природных обстановках. При обсуждении ископаемых групп эти данные необходимо учитывать. Особенности физиологической экологии современных ящериц изучены в деталях и отражены в соответствующей литературе. Однако некоторые факты остаются малоизвестными, а в применении к ископаемым формам приобретают новое содержание и значение.

П р о д о л ж и т е л ь н о с т ь ж и з н и. Данное понятие определяет физиологический возраст, который слагается из фаз активного роста молоди и жизни половозрелого животного. Продолжительность жизни у ящериц и в целом у животных – элемент эволюционной стратегии. Популяции могут иметь высокую плодовитость (r–стратегия), но с низкой продолжительностью жизни составляющих её особей, или низкую плодовитость (k–стратегия) и более долгую жизнь в случае высокого приспособительного уровня. У небольших ящериц продолжительность жизни не превышает трёх лет, тогда как крупные живут значительно дольше: например, до 50–70 и более лет, как некоторые игуаны и вараны.

Э н е р г е т и ч е с к и й б а л а н с. Ящерицы – в основном дневные животные, что отличает их от змей, ведущих чаще сумеречный или ночной образ жизни. Как и все пресмыкающиеся, ящерицы имеют низкий энергообмен, который, кроме энергии пищи, компенсируется внешними источниками тепла (пойкилотермность), например, температурой субстрата (геотермия) или солнечной радиацией (гелиотермия). В итоге ящерицам удаётся

поддерживать температуру своего тела иногда на 30°С выше температуры окружающей среды. Обычно они достигают максимальной активности по уровню обмена и подвижности при температуре тела в диапазоне от 30 до 40°С (для видов, обитающих в прохладных или умеренных зонах, летальные температуры составляют 43–44°С, тогда как для видов из жарких областей они могут доходить до 48–49°С: Шмидт-Ниельсен, 1972). У ящериц известно явление адаптивной теплоотдачи, которая регулируется с помощью подкожных сосудистых сплетений и потери тепла при испарении влаги с поверхности тела и дыхательных путей. При повышении температуры среды растёт частота дыхательных движений. Тепловая одышка способствует стабилизации температуры тела и мозга. В регуляции теплового баланса активную роль играет поведение, при котором ящерицы выбирают место с наиболее благоприятным микроклиматом или принимают соответствующие ему позы (распростёртая в случае необходимости максимального обогрева и приподнятая на лапах при необходимости максимального охлаждения). Небольшие ящерицы способны нагреться на солнце за 20–25 минут до температуры их активности и при достаточном разогреве перемещаются в тень. Ритм перемещений зависит от погоды и способности удерживать тепло тела на необходимом уровне.

При обсуждении энергетического баланса важно учесть значение углеводного обмена. Его источником является гликоген, запасаемый в печени и мышцах. Последний может быстро мобилизоваться и расщепляться (продукт расщепления – молочная кислота). У низших тетрапод гликогенолиз – обычная форма продукции энергии при мышечной активности (Шилов, 1985). Использование этого типа энергии приводит к кислородной задолженности, которая затем ликвидируется в течение продолжительного времени.

В о д н ы й и с о л е в о й б а л а н с. Метанефрические (тазовые) почки ящериц фильтруют воду только из кровяного русла, а мочеточники открываются в клоаку. У ящериц, как и у многих рептилий, главным продуктом азотистого обмена является мочевая кислота, для выделения которой не требуется большое количество воды. Эта особенность физиологии позволяет обживать такие экосистемы, как пустыни и полупустыни. У пустынных видов вода потребляется в небольших количествах. Её поступление обеспечивает утренняя роса или влажная пища. Для ящериц описаны редкие случаи запасания воды в коже из влажного грунта и её реабсорбция в заднем отделе кишечника и клоаке. Измерения в неволе одноразмерных пустынных и тропических форм показывают небольшой уровень потерь воды через кожу, но для первых он в три раза меньше (Шилов, 1985). Избыток солей выводят не только почки, но и солевые (или назальные) железы, проток которых открывается в носовую полость. Железы особенно хорошо развиты у тех видов, которые подвержены регулярной солевой нагрузке, свойственной обитателям безводных пус-

тынь или моря. При солевой секреции назальным железам требуется меньше воды, чем почкам.

В периоды снижения активности и летаргии расходуется запас жира, который накапливается в течение благоприятного сезона и является также ресурсом для метаболической воды. У некоторых видов, в частности, у гекконов, жир откладывается не в полости тела, а в хвосте.

О к р а с к а. В тепловом балансе ящериц важную роль играет окраска. Степень колорификации кожи определяет величину отражения для видимой части солнечного спектра. Эксперименты показывают, что ящерицы способны менять отражение этого спектра изменением окраски. Маскирующее значение является более важным фактором, чем окрас в связи с тепловым балансом (Шмидт-Ниельсен, 1972). Ряду видов свойственно быстрое изменение окраски под влиянием изменений окружающей среды или под действием состояний возбуждения, испуга или голода (гиперспециализация по этой особенности свойственна хамелеонам). На открытых пространствах ящерицы чаще всего близки по окраске к основному фону среды.

Р а с п р о с т р а н е н и е и а к т и в н о с т ь. Известно, что разнообразие ящериц закономерно возрастает от горных вершин (в горы они поднимаются до уровня снегов) к их основанию, а также от полюсов по направлению к экватору, что определяется зависимостью пресмыкающихся небольшого размера от температуры окружающей среды. Её хорошо иллюстрирует корреляция разнообразия современных видов с изменением широты на востоке и западе США (Пианка, 1981). На севере этой страны число видов составляет 0–3, а на юге вне зависимости от типов ландшафтов и количества осадков – 12–16. Максимальное число видов ящериц живет в тропической и субтропической зонах. До Северного Полярного круга доходит один вид – Zootoca vivipara.

В периоды активности ящерицы обитают в пределах ограниченной территории (она варьирует от двух–трех метров у мелких форм и до нескольких тысяч квадратных метров у крупных варанов). Территория одной особи обычно формируется вблизи основного убежища (центра активности). У древесных видов участок ограничен от отрезка ствола до нескольких соседних деревьев. В пустынях ящерицы обычно очень мелкие, а их индивидуальная территория обитания весьма ограничена.

При возникновении неблагоприятных условий ящерицы вынуждены для их преодоления использовать весь адаптивный физиологический и поведенческий ресурс. Он часто сводится к поиску разного рода убежищ. В умеренных широтах ящерицы уходят на зимовку, которая у некоторых видов длится более полугода.

В биологии ящериц большое значение играют циклические изменения уровня жизнедеятельности на протяжении суток (циркадная активность), которая связана с соответствующим ритмом физиологических процессов. В основе суточного ритма лежат наследственно закреплённые эндогенные циклы физиологических процессов с периодом, близким к 24 часам. Однако эндогенные ритмы синхронизируются с внешними параметрами, в основном освещённостью и температурой (в экспериментах у ночных гекконов при извращении температурного цикла происходит смена активности с ночной на дневную, а у дневных ящериц при постоянном суточном освещении активность синхронизировалась по перепаду температур). Годовые или сезонные (цирканные) циклы активности влияют на процессы размножения, линьку, диапаузу, миграции и т.д. Внешний контроль за ритмами такого рода связан с фотопериодом.

Основные органы чувств. Органы чувств у ящериц в целом хорошо развиты, хотя у роющих видов зрение и слух часто дегенерируют. Ведущим и постоянно актуальным чувством является обоняние. Дополнительную рецепцию выполняет Якобсонов орган, который играет также важную роль в половом поведении. Подача запаховой информации у многих видов происходит через хоаны с помощью раздвоенного на конце языка.

Глаза ящериц в большинстве случаев хорошо развиты и защищены веками, из которых подвижно лишь нижнее. В сетчатке глаз дневных форм имеются элементы цветного зрения – колбочки. Наряду с этим у многих видов происходит замена подвижных век цельной прозрачной оболочкой.

Как правило, ящерицы обладают хорошим слухом. Барабанная перепонка может быть расположена открыто или зарастать кожей. Иногда она не развивается вместе с ушной полостью. В этом случае ящерицы воспринимают звук телом, ограничиваясь узким диапазоном звуковых частот. Ограничение слуха обычно у специализированно роющих форм. Недоразвитие среднего уха известно у хамелеонов.

5.1.2. Тренды преобразования зубной системы у современных и ископаемых форм

Питание и форма зубов. Основной объект питания ящериц – насекомые и их личинки (энтомофагия). В рацион также нередко входят другие беспозвоночные животные. Для более крупных форм объектом охоты являются небольшие позвоночные – лягушки, змеи, птицы, грызуны. Немногочисленные случаи растительноядности выглядят на общем фоне исключениями (пищу в таких случаях составляют генеративные и сочные части растений, которые входят в рацион, все же, после первоначального периода хищничества; пища двух типов может использоваться также попеременно).

Отклонения от основного источника питания у ящериц редки. Узкая специализация также наблюдается сравнительно редко. Например, морские игуаны питаются одним видом водорослей. Немногие ящерицы поедают муравьев или термитов, часто также лишь одного вида: некоторые виды круглоголовок (Phrynocephalus), австралийский молох (Moloch) и североамериканская жабовидная ящерица (Phrynosoma). Южноамериканская каймановая ящерица (Dracaena guianensis) употребляет в пищу слизней и раковинных моллюсков, которых она легко раздавливает зубами луковицевидной формы. Однако строгой корреляции между морфологией зубов и типом добычи у ящериц отметить не удаётся, что характеризует группу в целом как неспециализированных хищников, ориентированных преимущественно на небольшие размеры жертвы по сравнению с их собственными размерами.

Дополнительные адаптации позволяют ящерицам расширить обычный спектр кормов или облегчить манипуляции при удержании добычи челюстями. При схватывании небольшой или лёгкой добычи многие (но не все) ящерицы используют липкий язык. По этой функции гиперспециализированы хамелеоны, очень длинный язык которых способен захватывать добычу на большом удалении от тела. Некоторые ящерицы питаются мелкими наземными, в том числе общественными насекомыми. Переход к микрофагии обусловлен, в первую очередь, развитием липкого языка.

Искривлённые заострённые зубы обычны у ящериц у которых, как отмечалось выше, в рационе присутствует длиннотелая и мускулистая добыча: черви, личинки насекомых, наземные моллюски. Специализация по такой добыче, как можно предположить, стала преадаптацией для питания позвоночными у платинот, или варанообразных ящериц. Сами “вараны” – единственная группа современных ящериц, представители которой способны отрывать куски от крупной добычи (для мелких форм не характерно), используя упор передних конечностей. Этому способствует формирование на зубах режущих кромок.

М н о г о в е р ш и н н о с т ь з у б о в и р а с т и т е л ь н о я д н о с т ь. Принято считать, что одновершинные зубы ящериц связаны с захватом мягкой беспозвоночной добычи. Реже встречаются двух- и трёхвершинность, способная поддерживать травмирующий потенциал при сокращении числа зубов и расхода энергии на их смену. Трёхвершинность бывает симметричной, несимметричной и вторично симметричной. Последние два типа сформированы от первичной двухвершинности, которая сохраняется как переходная серия от передних конических зубов к серии задних и трёхвершинных по форме зубов.

Двухвершинные зубы отмечаются у современных семейств Lacertidae, Tupinambidae, Teiidae s.str. и меловых сцинкоморф – Globauridae и Eoxantidae. Трёхвершинные зубы известны у раннемеловых Globauridae (несимметричный тип) и позднемеловых Pyramicephalosauridae (симметричный тип), а также у современных и ископаемых (включая азиатских) игуаноморф (симметричный тип). У тейюморф семейств Teiidae s.str. (Teius, Dicrodon) поперечно расширенные и двухвершинные зубы, которые входят в промежуток между зубами противоположной челюсти, способны перфорировать растительный корм для дальнейшего его расчленения. Поперечно ориентированная двухвершинность отмечается на поперечно расширенных в основании зубах у некоторых представителей ископаемых Polyglyphanodontidae (например, Peneteius Estes, 1969; поздний мел Северной Америки).

Среди современных форм многовершинность зубов характерна только для Iguanidae s.str. У них на гиперплевродонтных и первично трёхвершинных зубах дополнительные вершинки формируются близ основания первичных боковых вершинок. Небольшие и многочисленные зубчики на верхушках зубов превращают челюсти в подобие мелкозубчатого ножа, что облегчает раскусывание волокнистого растительного корма или отрывания от него кусков рывком головы. У представителей семейства Cherminsauridae из позднего мела Центральной Азии многовершинные и уплощённые верхушки зубов расположены в линию и разворачиваются поперечно, как двухвершинные зубы у современных Teiidae s.str. (рис. 22, 23).

Л о п а т к о о б р а з н а я ф о р м а. Для некоторых ископаемых групп (позднемеловые Carusiidae, Gilmoreteiidae, Pleurodontagamidae и Isodontosauridae, палеогеновые Changjiangosauridae) характерна лопаткообразная форма зубов. Определить её функциональное значение затруднительно, но по аналогии с современными Uromastycidae, у которых наблюдается нечто похожее, данное строение можно увязать со специализацией к питанию генеративными частями растений.

“М о л я р и з а ц и я”. Крупные зубы в конце ряда выражены у ящериц - дурофагов. Среди ископаемых форм “моляризация” отмечена у Adamisaurus magnidentatus Sulimski, 1972 (Adamisauridae) и у некоторых Mongolochamopidae из позднего мела Монголии. Удивительно формирование воротничковой области и дополнительных вершинок на поперечно расширенных в основании зубах у полиглифанодонтид из позднего мела Северной Америки (Peneteius aquilonius Estes, 1969; Bicuspidon Nydam et Cifelli, 2002) и Европы (Bicuspidon aff. hatzegiensis), которые придают им внешнее сходство с зубами териодонтов или архаичных млекопитающих. Такую форму можно связать с обработкой грубого корма: жуки, наземные моллюски, стебли, листья и семена.

Г е т е р о д о н т и я. Для современных агамид характерны клыковидные зубы верхней и нижней челюсти, которые позволяют наносить жертве глубокие колющие раны или удерживать в челюстях упругую добычу. “Клыки” есть у современных Agamidae s.str. Отмечаются они также у позднемеловых хамелеоморф семейств Priscagamidae и некоторых Gilmoreteiidae. У первых, как у современных агамид, заклыковые зубы сравнительно крупные, плоские и немногочисленные, а у вторых они мелкие и многовершинные. И тот, и другой типы ограничивают возможность удержания добычи, что, видимо, компенсируется развитием серии клыковидно увеличенных передних зубов.

С т р и г у щ е - р е ж у щ и й у к у с. Данная способность обеспечивается изменением взаиморасположения верхне- и нижнечелюстных зубных рядов путём смещения верхнечелюстного зубного ряда лабиальнее нижнечелюстного ряда при закрытии рта. Стригуще-режущий эффект достигается скольжением верхнечелюстных зубов по желобку между соседними зубами и ниже по зубным костям. Под действием трения формируются протяжённые вертикально фасетки стирания. Первоначально стригущий эффект, видимо, возник в связи с необходимостью разрезать жёсткие надкрылья жуков, что стало преадаптацией к переходу на растительный корм. Стригуще-режущий тип укуса может быть квалифицирован как универсальный, применимый для обработки широкого спектра кормов. Он представлен у современных Uromastycidae и Agamidae s.str. На территории Азии первые ящерицы со стригущим типом укуса формируются среди прискагам в составе позднемеловых Gladidenagamidae fam. nov. и Priscagamidae.

М и к р о ф а г и я. Свойственна тем ящерицам, которые обладают обычно небольшими размерами, субтреугольной головой и способностью к захвату добычи липким языком. Такие признаки отмечаются у позднемелового Phrynosomimus asper Alifanov, 1996 (Priscagamidae; рис. 121) и, видимо, были присущи палеогеновому Agamimus gracilis Alifanov, 2009 (Changjiangosauridae). Среди неигуаниевых ящериц микрофагами, возможно, были позднемеловые Slavoiidae (Xantusiomorpha).

В целом разнообразие типов зубной системы у верхнемеловых и палеогеновых ящериц указывает на обилие и разное качество их корма, в состав которого, кроме беспозвоночных, входили и растительные компоненты. Кроме того, это же разнообразие для позднемеловых семейств указывает на существование меловых и палеогеновых ящериц в условиях интенсивного дробления экологических ниш. Примеры облигатной и факультативной растительноядности можно увязать с гипотезой взаимосвязи эволюционного разнообразия ящериц с эволюцией сообществ, основу которых составили цветковые растения. Подробнее об этом речь пойдёт ниже.

5.1.3. Некоторые непищевые специализации ископаемых ящериц. В силу небольших размеров ящерицы – объект охоты для некоторых птиц и млекопитающих. В число их врагов входят также змеи; некоторые из них даже специализированы на питании преимущественно ящерицами. Важным фактом мезозойской эволюции ящериц Центральной Азии является отсутствие на этой территории змей, которые становятся заметным элементом герпетокомплексов только в середине эоцена.

П о к р о в ы. Кожа ящериц имеет чешуйчатое строение. Чешуи часто увеличены до щитков или преобразованы в бугорки, шипы, рога, гребни. Для некоторых групп сцинкогеккономорф характерно наличие остеодерм, покровных костных образований различной степени выраженности и формы, назначение которых не совсем ясно. Видимо, они играют роль защиты от хищников, паразитов и регуляторов температуры тела. Среди ископаемых ящериц в Центральной Азии пластиновидные остеодермы отмечены у небольшого числа групп: Paramacellodidae (Scincomorpha), Parasaniwidae, Anguidae, Glyptosauridae (Anguimorpha). Зерновидные остеодермы отмечаются у типового рода семейства Arretosauridae (Iguanomorpha). Такой тип строения, видимо, для ящериц архаичен.

Мягкие покровы известны у позднемеловых морских ящериц из Ливана (Caldwell, Dal Sasso, 2004; Caldwell, 2006) и Северной Америки (Lindgren et al., 2011). Довольно много сведений представляют янтари альбского возраста Франции, “среднего” мела (альб–сеноман, видимо, сеноман) Бирмы, миоцена Доминиканской Республики и Мексики и раннего эоцена Балтийского побережья. Есть находки не идентифицированной до рода и вида ящерицы (Ardeosauridae gen. indet.; опред. автора) с отпечатками чешуй на конечностях (в виде мелких бугорков) и брюшной стороне тела (в виде щитков: ромбовидных, квадратных и прямоугольных по форме от основания головы до середины брюшка соответственно) из отложений местонахождения Даохугоу (Внутренняя Монголия, Китай), представленные как предшествующие по времени формирования отложениям формации исянь (Evans, Wang, 2007).

З р е н и е. Зрение у ящериц, как отмечалось выше, обычно хорошо развито. Крупные глаза свойственны сумеречным и ночным формам. К ним относятся геккониды, которые, судя по черепу Hoburogekko suchanovi Alifanov, 1989 из апт–альбских отложений Монголии, уже в раннем мелу перешли к сумеречно-ночной активности. Напротив, у многих роющих видов глазницы нередко уменьшены или недоразвиты. Слепой, несомненно, была Slavoia darevskii Sulimski, 1984 (Slavoiidae, Scincomorpha) из позднего мела Центральной Азии. Указанная особенность установлена у данной формы по сильно редуцированным глазницам, как у многих специализированно роющих форм. В отличие от современных форм, S. darevskii конечности сохранила.

Н а з е м н о с т ь. Современные безногие ящерицы (характерны для сцинкогеккономорф) скрываются в рыхлом или каменистом грунте, а также в гуще травянистой растительности. Ископаемых наземных ящериц с редуцированными конечностями не известно, что говорит о позднем возникновении безногости в этой группе и о позднем освоении травяных биотопов. Последние обстоятельства входят в противоречие с представлением о происхождении змей, вероятно, потерявших конечности на ранних эволюционных стадиях, от исходно роющих и безногих ящериц.

Д р е в е с н о с т ь. Среди ископаемых ящериц адаптация к древесности не установлена. На первый взгляд, исключение составляет Xianglong zhaoi из раннего мела Китая (Li et al., 2007), у которого отмечены рёберные “крылья”, как у современного Draco volans (Agamidae). Однако сохранность образца ископаемой формы не позволяет точно установить принадлежность её к ящерицам. Судя, например, по сокращённому числу шейных и туловищных позвонков, X. zhaoi может принадлежать эолацертилиям. Специализация по формированию рёберных крыльев у этой вымершей группы отмечается в триасе, в конце которого они, как считается, вымерли.

П а с с и в н а я з а щ и т а. При нападении врагов ящерицы стараются убежать или затаиться, маскируясь под окружающий фон. Известны примеры, когда ящерицы переходят на двуногий бег, иногда по поверхности воды (некоторые агамиды и игуаноморфы). Многим ящерицам свойственно предостерегающее поведение: они принимают необычные позы, притворяются мёртвыми, хватают себя за хвост, превращая тело в кольцо, широко раскрывают пасть и даже громко шипят. Крупные вараны могут наносить сильные хлещущие удары хвостом. Малоподвижные ящерицы, например, молох (Moloch) и жабовидная ящерица (Phrynosoma), несут на голове и на теле костные или роговые шипы, эффективные для защиты от хищников, особенно змей. Шиповидные чешуи на хвосте встречаются у ящериц разных групп (например, Uromastyx, Uromastycidae). Крупные размеры также защищают. Среди ископаемых ящериц к таким относятся представители семейств Gilmoreteiidae и Cherminsauridae (Macrocephalosauria) из позднего мела Центральной Азии.

Элемент пассивной защиты от хищников – автотомия. Под термином понимается непроизвольное обламывание длинного хвоста в результате резкого сокращения мускулов. Разлом происходит по неокостеневающей септе поперёк оси хвостового позвонка. Отброшенная часть конвульсивно извивается, отвлекая внимание хищника. В регенерированной области формируется хрящевой стержень. Автотомия отмечается у многих (но не у всех) ящериц. Среди ископаемых форм она установлена у платинот семейства Parasaniwidae и хамелеоморф Macrocephalosauria (у современных платинот и хамелеонов автотомии нет).

П л а в а н и е. Многие ящерицы хорошо плавают, особенно крупные вараниды. Воду иногда используют как место временного укрытия от хищников или для поиска пищи (Amblyrhynchus, Shinisaurus, Lanthanotus). Специализированно водных ящериц в современности не существует, но таковыми являлись вымершие Mosasauridae, обладавшие ластовидными конечностями. Водный или полуводный образ жизни вели мозазавроидные Aigialosauridae и Dolichosauridae. Говорить о подобной специализации у других ископаемых групп оснований нет. Ныряние возможно предположить у позднемеловых центральноазиатских Gilmoreteiidae. У них на нёбных костях отмечены поперечные костные гребни, которые, возможно, были связаны с механизмом запирания глотки основанием языка во время погружения в воду. Такие же гребни выражены у рогатых динозавров семейств Protoceratopidae и Bagaceratopidae, имеющих уплощённый с боков плавательный хвост. За отмеченным свойством может стоять питание водными организмами.

5.1.4. Размножение. Для современных ящериц нередко характерен половой диморфизм, сопровождающийся отличиями размеров и окраски. У некоторых видов хамелеонов (Chamaeleo jacksoni) отмечены рога (в виде одного или трёх костных заострённых выростов) на голове у самцов, которыми они пользуются как турнирным оружием. Однако это исключительный пример. Диморфизм такого рода у ископаемых форм не установлен.

У современных ящериц известно явление партеногенеза, т.е. поддержание популяции преимущественно самками, способными размножаться без участия самцов. Эта стратегия размножения связана с неблагоприятной или дефицитной по ряду параметров средой. Подавляющее большинство ящериц откладывает яйца (от 1–2 у мелких видов и до нескольких десятков у крупных форм). Вес яиц крупных ящериц (варанов) доходит до 200 г. Форма и размеры яиц также варьируют: от круглой до обычно овальной (иногда последние слегка заострены на полюсах или стручковидно изогнуты). Оболочка яйца ящериц кожистая. Самки откладывают яйца обычно несколько раз за сезон в нору или в неглубокую ямку, присыпая её грунтом, или под камнями, в трещинах породы, в дуплах и под корой деревьев. Эмбрионы развиваются за несколько месяцев (один-два в умеренных зонах, до восьми в тропиках). К моменту вылупления у эмбрионов формируется так называемый яйцевой зуб (обычно он возникает из парной закладки; непарная закладка характерна для игуаний: Ананьева, Орлов, 1986), которым полностью сформированная ящерица вырезает проход в мягкой и тонкой оболочке яйца. Случаи нетипичной стратегии размножения связаны с разной твёрдостью кожистой оболочки яиц. Например, у гекконов она известковистая и быстро твердеет на воздухе.

Необычно толстая (0.3 мм) и скульптурированная (поверхность имеет бугорчато-ямчатую скульптуру) скорлуповая оболочка обнаружена на фоссилизованных яйцах с остатками эмбрионов неописанной формы ящериц из раннего мела Таиланда (Dorsetisauridae; опред. автора). Яйца (всего их обнаружено семь) имеют эллипсоидную форму, с коротким и длинным диаметрами в 11 и 18 мм. Для скорлупы также отмечается наличие кальцифицированного слоя, в котором формируется система поровых каналов (Fernandez et al., 2015). Описанное строение скорлупы у небольшой по размерам формы допускает возможность раскусывания её самкой для освобождения эмбриона. Подобный элемент заботы о потомстве у пресмыкающихся проявляется редко, но отмечен у современных видов сцинкоморф (Scincidae, Xantusidae). Самки таких видов обвиваются вокруг отложенных яиц, периодически переворачивают их, а также помогают молоди освободиться от оболочки. После вылупления они сопровождают детёнышей и уступают им пищу (Банников и др., 1969, 1985).

Другой вид стратегии размножения связан с живорождением. В современности он отмечен во всех основных стволах сквамат (известно около 100 случаев), кроме платинот. При живорождении яйца развиваются внутри тела матери. Ящерицам свойственно и настоящее живорождение. В таком случае эмбрионы получают питание через плаценту – сосудистое сплетение в стенках яйцеводов. Живорождение обычно связано с неблагоприятными условиями существования, например, с обитанием в холодных широтах или в горной местности. Оно позволяет самке поддерживать эмбрионы в температурном режиме, более высоком, чем температура среды, что увеличивает возможности их выживания (Blackburn, 2000). Для материнского организма, однако, живорождение связано со снижением собственной выживаемости, поскольку ограничивает подвижность. Местом укрытия иногда является вода, которая может быть и средой добывания пищи. Это объясняет распространение живорождения у водных форм пресмыкающихся. В палеонтологии прямые доказательства живорождения (находки скелетов самок с внутриутробным положением скелетов молоди) отмечены у мозазавроидных ящериц: Carsosaurus, Aigialosauridae (Caldwell, Lee, 2001), Plioplatecarpus, Mosasauridae (Bell et al., 1996).

В отношении ископаемых наземных ящериц интересен редкий пример находки (экз. IVPP, № V 18005) беременной самки Yabeinosaurus [cf.] tenuis Endo et Shikama 1942 (Ardeosauridae; опред. автора) из серии Джехол (баррем-апт) в Северо-Восточном Китае (Wang, Evans, 2011). Длина тела раннемеловой формы без хвоста составляет 192 мм (известны представители этого вида длиной до 300 мм). В утробе матери удаётся установить наличие 15 эмбрионов, которые, видимо, соответствуют поздней стадии развития. С указанным и другими образцами ассоциированы мелкие рыбные кости.

Рыбоядность и одновременная способность к живорождению у современных ящериц редка, но отмечена у Shinisaurus crocodilurus (Shinisauridae). Охота на рыб установлена также у платинот, у некоторых видов рода Varanus и безухого варана (Lanthanotus borneensis, Lanthanotidae).

В свете сказанного о биологии размножения ящериц следует отметить, что живорождение у упомянутого выше Yabeinosaurus [cf.] tenuis – признак дефицитности условий для ящериц биоты джехол, известной одновременно большим разнообразием форм и групп хищных и растительноядных динозавров, а также птиц. Об этом свидетельствует не только случай живорождения, но и подавленное разнообразие: находки джехольских ящериц в соответствующих отложениях достаточно многочисленны (десятки образцов), однако представлены исключительно одним семейством – Ardeosauridae.

5.2. Абиотические и биотические причины разнообразия ящериц Центральной Азии

5.2.1. Палеоэкология: некоторые определения и ключевые представления. Экологические исследования направлены на выявление условий существования индивида, популяции, биоценоза и т.д. Центральным в экологии является понятие об экологической системе как о надорганизменном уровне организации жизни (популяционно-ценотических, ландшафтно-биоценотических, биогеоценотических). В структурном плане экосистемой называется любой участок природы, в котором организмы и среда связаны обменом органического и неорганического вещества.

Экосистема – основное подразделение биосферы, или пространства, в котором существует жизнь. Функциональную структуру её организменной части – сообщества – определяют вертикальные и горизонтальные связи. Обычно для сообществ характерен определённый набор жизненных форм, которые формируют устойчивую и способную к регенерации (демутации) при нарушениях сеть экологических взаимосвязей. В процессе становления сообщество проходит ряд стадий своего развития (сукцессия) и достигает состояния равновесия (климакса), отвечающее оптимальному для данной экологической ситуации уровню сложности. В ходе сукцессии сложность и устойчивость экосистемы возрастает. Локальные внешние нарушения (смыв, склоновые оползни, пожары и т.д.) обычно противодействуют направленности сукцессии и возвращают её к ранним стадиям.

В любом регионе лишь часть видов входит в сукцессионную систему (ценофилы). Другие виды (ценофобы) стоят вне основной сукцессионной структуры, образуя группировки в неустойчивых местообитаниях, преимущественно на участках свежих нарушений, ещё не занятых ценофилами или в зонах контакта нескольких сообществ, где ни одно из них не является климаксным и достаточно устойчивым (экотоны).

Центральным в современной экологии считается представление об экологической нише. Вопреки бытовым представлениям, она рассматривается атрибутом вида (популяции), а не пространственно-ресурсной частью экосистемы (среда обитания). Экологические ниши и соответствующие им жизненные формы делятся на группы, отвечающие вертикальным трофическим уровням, между которыми происходит обмен веществом и энергией. Вертикальная структура трофических связей чаще всего представляется в виде пирамиды, в широком основании которой располагаются автотрофные организмы (растения), а горизонтальная структура того или иного уровня определяется в основном конкурентными отношениями.

Палеоэкология, в отличие от экологии, изучает экосистемы геологического прошлого, извлекая информацию из особенностей, сопутствующих формированию геологических фаций. Несмотря на неизбежные пробелы, палеоэкосистемы образуют относительный пространственно-временной континуум. Поскольку палеосукцессии не отражают реальных изменений древних экосистем, их причину можно установить только по итогам тафономического и стратиграфического анализа. В данном случае палеоэкология и стратиграфия совпадают по задаче выявления естественных исторических этапов органической эволюции. Палеоэкологическое значение исследованиям последнего типа придаёт определение масштаба факторов, определяющих границу этих этапов (локальный, региональный, глобальный).

Границы этапов нередко сопряжены с биотическими кризисами, во время которых обычно вымирают доминирующие виды климаксного сообщества, а на первый план выдвигаются виды, прежде игравшие в биоценозах относительно скромную роль. Кризисы, примеры которых многочисленны в палеонтологии, позволяют обратить внимание на представление о двух типах эволюции сообществ: *когерентном* (согласованном) – в условиях устойчивой структуры экологического сообщества (этот тип рассматривается в традиционной концепции эволюции как основной); и *некогерентном* (несогласованном) – в условиях нарушения климаксной структуры экологической системы (Красилов, 1969, 1972, 1986, 1989).

В палеонтологии известно, что длительные периоды ценотического равновесия (когерентная фаза) прерываются относительно краткими эпизодами смены доминирующих типов и радикальной перестройки сообществ (некогерентная фаза). Перестройки, очевидно, возникают под влиянием воздействий, превышающих регенерационную способность экосистем.

В рамках современного учения о филоценогенезе считается, что внешние глобальные причины (горообразование, трансгрессионные циклы, изменения климата) могли вы-

полнить лишь роль “спускового крючка” (триггера). Восприятие таких внешних воздействий, прежде всего, должно зависеть от природы субъекта, на который они оказаны, а не от природы самой действующей причины.

Среди палеонтологов сильна традиция увязывать изменения биот во времени с действием абиотических факторов. Прямое или опосредованное воздействие экзогенных факторов нередко представляется как скоротечная элиминация всех организмов, попадающих в сферу их действия. В качестве последних обычно указываются импактные (ударные) причины: потопы, вулканизм, падение космических тел, и др. Часто применяется схема, по которой один фактор является стартовым механизмом для других. Например, гипотеза падения крупного космического тела (астероида) в конце мела (доказательством этого обычно используют аномальное содержание иридия в прослоях глин пограничного мел-палеогенового возраста, которому приписывается космическое происхождение: Alvarez et al., 1980, 1984), предполагает формирование в момент падения и взрыва этого тела глобальной аэрозолиации атмосферы и последующее похолодание, принимаемое в качестве основной причины вымирания. Однако состав слоёв с аномальным содержанием иридия (и не только) допускает другие трактования генезиса этого относительно редкого на планете элемента.

В хоре сторонников катастрофического воздействия на изменения органического мира тонут мнения, которые аппелируют к фактам, говорящим о длительном и постепенном характере изменений (например, о процессах горообразования, трансгрессиях, изменениях газового состава атмосферы и климата в целом), подразумевающие, что экосистемные “революции” в далёком прошлом были значительно растянуты во времени, а значит, не могли выйти за рамки естественного хода развития абиотических событий (напр., Татаринов, 1987; Жерихин, Раутиан, 1999; Ахметьев, 2004). В России о связи эволюции наземных позвоночных с изменениями климатических условий одним из первых писал П.П. Сушкин (1922). Периодичность тектогенетических и климатических процессов заметил У. Мэттью (Matthew, 1915), который указывал на чередование эпох выравнивания рельефа в результате снижения водораздельных пространств (пенепленизация), трансгрессий и теплого гумидного климата с эпохами поднятия континентов, регрессий и холодного климата.

Идея глобальной периодичности развития органического мира довольно подробно обсуждалась В.А. Красиловым (1972, 1977, 1985, 1986, 1989, 2001). Последний автор придерживается достаточно давно возникшего представления об изменениях ротационного режима планеты в прошлом как первоосновы для крупных эволюционных событий через изменение силы тяжести, газового состава атмосферы, особенностей климата, магнитного

поля или активизации процессов тектогенеза и вулканизма. При этом многие факторы действовали комплексно, влияя одновременно как на морские, так и на наземные биоценозы.

Совпадение периодов тектонической активизации и климатических изменений с важнейшими биоценотическими событиями составляют суть предложенного В.А. Красиловым понятия “*сингенез*”, которое получает следующее объяснение: тектонические и климатические факторы нарушают устойчивость экосистем. Нестабильность условий и, в частности, распространение сезонного климата, сопровождались упрощением структуры биоценозов, элиминаций «избыточных» видов, усилением r-отбора, снижением полиморфизма, экологической экспансией видов с низкой ценотической ценностью и связанными с нею морфо-физиологическими перестройками организмов. По мнению В.А. Красилова, хронологическое совпадение крупных биосферных преобразований с периодами тектонической активизации и сопутствующими ей климатическими изменениями хорошо документировано. Например, распространение архаичных цветковых в середине мелового периода, или в период 110–90 млн. лет назад, смена доминирующих типов и массовое вымирание на суше и в море примерно 65 млн. лет назад, экспансия степной биоты в миоцене совпадают с основными эпизодами тектогенеза и увеличением сезонности климата. Резкие перестройки морских биоценозов связаны с крупными трансгрессивно-регрессивными циклами, которые проходили на рубеже среднего и верхнего девона, перми и триаса, мела и палеогена.

Однако абиотические события носят постоянный характер, а биотические изменения могут с ними не совпадать. Это возражение является одним из оснований для разработки эндогенной природы воздействия на структуру сообществ. Одним из первых и наиболее последовательных сторонников *эндогенеза* стал В.В. Жерихин (1978, Zherichin, 1993; Жерихин, Раутиан, 1999), который для своих построений использовал результаты исследования кризиса на рубеже раннего и позднего мела. Последний автор допускает, что предки цветковых возникли как ценофобы с низкой плотностью популяций, вызывающей отбор в пользу развития репродуктивных адаптаций. Появление эффективной энтомофилии, которая уже существовала у некоторых мезозойских голосеменных, стала важной эволюционной новацией, позволившей радикально повысить конкурентоспособность различных растительных таксонов и предопределившей подъём разнообразия цветковых. Сукцессия более древних растений была замедлена и даже остановлена из-за ангиоспермной подстилки, препятствующей восстановлению последующих сукцессионных стадий на нарушенных местах.

В позднем мелу интенсивные процессы смены состава растительности повлияли на водные экосистемы, вызвав их эвтрофикацию, а также изменения состава озёрной и прибрежно-водной фауны, которые воспринимаются как изменения катастрофического типа. На самом деле сообщества мезозойского типа первоначально были вытеснены из наиболее благоприятных и динамичных местообитаний, хотя продолжали удерживаться в водораздельных областях.

Заметим также, что вымирание различных групп организмов на рубеже мела и палеогена происходило гетерохронно и в пределах довольно длительного (не менее 3–5 млн лет) переходного интервала. Сокращение биоразнообразия континентальной биоты в самом конце маастрихта, в том числе и кажущееся быстрым вымирание динозавров, могло быть вызвано нарушением пищевых цепей, когда прибрежная флора и фауна, формирующая основные “пастбища” растительноядных динозавров, существенно изменилась по составу и пищевым качествам. Видимо, имело место и сокращение площади кормовой территории в связи с сокращением эпиконтинентальных морей. В литературе отмечается, что в рамках кризисного интервала растительный покров (т.е. самая незащищенная часть поверхностной биоты), оказался в незначительной степени подвержен процессам элиминации (Ахметьев, 2004).

И всё же, в любом биоценотическом кризисе, который оценивается по биотическим последствиям, всегда находится место абиотическим причинам. Модель триггера, о которой писалось выше, подчёркивает наличие динамической связи между двумя составляющими кризиса. Абиотическая составляющая выглядит особенно необходимой и достаточно очевидной причиной для оценки перестроек глобального масштаба. Именно они наиболее заметны в палеонтологической летописи.

5.2.2. Абиотические предпосылки появления и роста разнообразия ящериц Центральной Азии в мелу и кайнозое

Экологическое значение климата. Выше отмечено, что в периоды стабилизации климата с ослабленной сезонностью, как например, в современных тропиках, происходит усложнение биоценозов и возрастание межвидовой конкуренции, преобладание k-отбора, способствующего усилению полиморфизма, дроблению экологических ниш, интенсивному видообразованию и формированию специализированных форм. При изменении условий в сторону нестабильности климата выживание обеспечивается высокими темпами размножения, а быстрый рост численности способствует экологической экспансии. Сезонность климата ведёт к упрощению структуры биоценозов и преимуществу генерализированных форм. В целом климатические циклы действуют как помпа, нагнетающая «специалистов» в высокие широты или, наоборот, отжимающая их к экватору

(Valentine, 1969; Яблоков, Хнзорян, 1972). В силу отмеченной закономерности остановимся кратко на особенностях климата второй половины фанерозоя по литературным источникам.

Климат Центральной Азии во второй половине мезозоя. На современный климат влияет широтное распределение тепла: высокие среднегодовые температуры экватора (28°С) и отрицательные на полюсах. В южном полушарии полярные температуры существенно более суровы, чем в северном. Различия в одинаковых широтах двух полушарий показывают зависимость распределения температур от положения континентов, размеров площади океанов, циркуляции океанических и воздушных течений. Атмосферное распределение тепла тесно связано с формированием устойчивых барических систем. Из них наибольшее значение имеют полосы пониженного давления у экватора и повышенного давления в высоких тропических и субтропических широтах, а также область с частой повторяемостью циклонов в средних широтах. Интенсивность восходящих движений воздуха в экваториальных широтах и в ряде районов средних широт увеличивает количество выпадающих осадков. В субтропической зоне высокого давления из-за небольшого количества осадков расположены крупные пустыни. Осадки уменьшаются также в удаленных от океанов континентальных районах средних широт. В целом современный климат характеризуется резкой зональностью с выраженными ледяными “шапками” на полюсах.

Важнейшим показателем глобального климата являются температуры глубинных и придонных вод, которые не зависят от широтных факторов, поскольку холодная толща, формирующаяся в полярных областях (психросфера), заполняет придонную область всех океанов. Температура современной психросферы примерно соответствует средней температуре воды в высоких широтах, где она колеблется от – 0,5° до +5 °С. Такая ситуация сложилась в геологическом масштабе времени относительно недавно.

В отличие от современного, климат мезозоя был безледниковым, более тёплым и ровным. Мезозойское потепление началось еще в начале триаса. На него оказало влияние много различных факторов: повышенное по сравнению с современным содержание углекислого газа, высокий уровень океана (с максимумом в позднем мелу) и потепление океанической воды, которое усилило перенос влаги и тепла атмосферой. Совершенствование методик определения палеотемператур и рост числа таких данных указывают на заметные изменения климата (обычно их представляют в виде осциллирующих кривых разного порядка: крупные, среднепериодические и кратковременные), которые противоречат распространённым представлениям о равномерно тёплом климате в мезозое. Чувствительные к климатическим изменениям высокие широты лучше других поясов отражают состояние

климатической системы Земли. По ним можно определить, что в юрском заполярье, например, преобладал прохладный умеренный, а в меловом – умеренно-теплый климат (Чумаков, 2004а).

Существует несколько вариантов климатической градации мела. По Б. Хуберу и др. (Huber et al., 2002), с позднего альба до позднего сеномана климат был "теплым безледниковым" (усредненная температура психросферы – 16°С), с позднего сеномана до раннего кампана – "жарким безледниковым" (18–19°С), а со среднего кампана до конца маастрихта – "прохладным безледниковым" (9–11°С). Н.М. Чумаков (2004а), обращая внимание на соотношение площадей гумидных и аридных поясов, отмечает существование “аридного прохладного” климата до альба, “гумидного тёплого” – в альб–кампане и “гумидного прохладного” – в кампане–маастрихте (рис. 152).

Особенности климатической зональности мела. Если с триаса до начала альбского века существовал широкий тропико-экваториальный аридный пояс, который охватывал все низкие и часть средних широт (с обеих сторон его окаймляли тёплые среднеширотные пояса переменной площади и увлажнённости, переходящие в высоких и частично средних широтах в умеренные пояса), то в середине мела (в альбский век) произошли события, приведшие в дальнейшем к кардинальной перестройке климатической зональности. С ней связано зарождение экваториального гумидного пояса, который разделил аридную экваториальную зону на северную и южную части и постепенно расширился в позднем мелу. Для нового пояса среднегодовые температуры составляли 25–30°С (в сеномане и маастрихте они временами заметно снижались). По мнению В.А. Вахрамеева (1988), сообщество влажных тропических лесов зарождалось в сеномане и туроне. Однако оно могло возникнуть ещё раньше: в альбе-сеномане в виде цепочки оазисов (Чумаков, 2004б).

Высокоширотный северный умеренный климатический пояс охватывал интервал палеоширот: от 60°до 85° с.ш. В неокоме и позднее он носил черты гумидного. Для пояса характерны леса из гинковых, чекановских и других голосеменных с папоротниково-хвощевым подлеском. В неокоме южная граница пояса располагалась в средних широтах. С конца альба распространяются смешанные хвойно-широколиственные леса (в них преобладали сосновые и цветковые с платановидными листьями). С апта до начала турона в высоких широтах устанавливается весьма теплый климат. После некоторого коньякско-сантонского расширения умеренный пояс в кампане и начале маастрихта отступил к северу.

<table>
<tr><th>ВОЗРАСТ</th><th>Huber et al., 2002</th><th>Чумаков, 2004а</th></tr>
<tr><td>Маастрихт</td><td rowspan="2">Прохладный</td><td rowspan="2">Гумидный прохладный</td></tr>
<tr><td>Кампан</td></tr>
<tr><td>Сантон</td><td rowspan="4">Жаркий</td><td rowspan="5">Гумидный тёплый</td></tr>
<tr><td>Коньяк</td></tr>
<tr><td>Турон</td></tr>
<tr><td>Сеноман</td></tr>
<tr><td>Альб</td><td>Тёплый</td></tr>
<tr><td>Апт</td><td rowspan="6"></td><td rowspan="6">Аридный прохладный</td></tr>
<tr><td>Баррем</td></tr>
<tr><td>Готерив</td></tr>
<tr><td>Валанжин</td></tr>
<tr><td>Берриас</td></tr>
</table>

Рис. 152. Варианты климатической градации мела по разным авторам.

Открытие в маастрихтских отложениях Северо-Восточной Азии (Несов, 1995, 1997; Godefroit et al., 2009) и на Северной Аляске (напр.: Browers et al., 1987; Clemens, Nelm, 1993) остатков динозавров разных групп спровоцировали обсуждение выживания этих животных в условиях полярной ночи и, возможно, отрицательных зимних температур. В связи с этим дано немало объясняющих этот феномен гипотез. Активно обсуждаются предположения о миграциях динозавров на юг в зимний сезон. Заметим, что миграции, известные у птиц и млекопитающих, для пресмыкающихся имеют весьма ограниченное значение в силу их физиологии (по существу они сводятся к миграциям у некоторых видов крокодилов и черепах по морю в пределах тропиков). Поэтому альтернативой, с нашей точки зрения, является не вопрос о том, могли ли динозавры быть постоянными обитателями заполярья, а о том – были ли эти широты заполярными по условиям на момент формирования местонахождений динозавров в свете данных о возможности, например, значительного перемещения полюсов в прошлом.

Среднеширотный пояс в меловом периоде характеризовался весьма теплым сезонно-влажным климатом, в котором богатая теплолюбивая флора включала даже пальмы. В нём преобладают ландшафты, сходные с саваннами. Среднегодовые температуры в южной части пояса (до 30–45° с.ш.) оцениваются в 20°С и более. В кампане и маастрихте высокие температура и влажность были характерны для всего этого пояса. Ширина северного среднеширотного теплого пояса по простиранию изменялась в течение мелового периода. Его максимум сложился в середине мелового периода.

В неокоме огромный аридный пояс охватывал все экваториальные, тропические и значительную часть средних широт обоих полушарий. Несмотря на засушливость палеоклимата, в пределах пояса обнаружены остатки разнообразных пресмыкающихся, особенно динозавров, находки которых приурочены береговым зонам морей, а также к влажным или периодически увлажняемым участкам. В кампане южная граница этого пояса несколько сдвинулась на север из-за расширения экваториально-гумидного пояса.

К л и м а т в к а й н о з о е. На рубеже мела и палеогена произошло сокращение поступления теплых вод Тетиса на пространства Западно-Сибирской плиты, приведшее к росту контрастности среднегодовых и сезонных температур в средних и высоких широтах. В конце палеоцена климатический тренд сменился на противоположный. В итоге на рубеже палеоцена и эоцена формируется максимум среднегодовых температур и снижение их широтного градиента. Вслед за этим происходит расширение площади субтропической и тропической зон. Для раннеэоценового климата характерен так называемый "паратропический" влажный климат с низкой амплитудой сезонных и суточных колебаний (Ахметьев, 2004). С этим климатом связано развитие диноцератовой фауны млекопитающих, включавшей разнообразных, но в целом ещё архаичных групп, пришедших на смену доминировавшим ранее пресмыкающимся.

Рубеж эоцена и олигоцена считается временем перехода от "теплой" к "холодной" биосфере. В позднем эоцене намечается континентализация климата, постепенное смещение климатических зон на юг, рост амплитуды сезонных температур на всех широтах. Наиболее интенсивно изменения климата происходили именно на рубеже эоцена и олигоцена. Их во многом спровоцировало формирование циркумантарктического течения и гляциоэвстатическое падение уровня океанических вод. Интенсивные поднятия нового горообразовательного (альпийского) этапа привели к нарушениям меридионального атмосферного влагопереноса из низких в высокие широты (Геологические и биотические события на рубеже эоцена и олигоцена, 1996, 1998; Ахметьев, 2004; Popov et al., 2001, 2002).

В палеоцене внутренние районы Центральной Азии оказались в зоне аридного пояса, разделяя умеренно-тёплую бореальную зону и зону влажного тёплого (субтропического) климата. В раннем эоцене умеренная и умеренно-теплая влажная зона охватывала, по сравнению с палеоценовой эпохой, главным образом, приполярную область. Между ней и обширной зоной влажного субтропического и тропического климата сохранялась зона сухих субтропиков (отмечается также для южных районов Казахстана, Киргизии, Монголии, Центральных и Южных районов Китая). В среднем эоцене произошло расширение аридного пояса и сокращение зоны паратропического климата. В Евразии аридный пояс протягивался от Прикаспия на западе до берегов Желтого и Восточно-Китайского морей на вос-

токе (Южная Монголия находилась в области северной границы этой зоны). Среднегодовая температура для этих регионов составляла 15–20°С. К увлажнённым участкам аридного пояса приурочена так называемая бронтотериевая фауна млекопитающих, характеризующаяся большим разнообразием копытных.

В неогене происходила дальнейшая дифференциация климата в связи с процессами горообразования и возраставшими межширотными термическими контрастами. Со второй половины олигоцена наступает похолодание, охватившее всю северную часть Евразии. На больших пространствах умеренной зоны (Сибирь, Центральная Азия и большая часть Европы) формируется устойчивый в зимний период снежный покров. Радиационные условия, свойственные тропическим широтам, уступают по степени влияния циркуляционным процессам (Синицын, 1980). В аридной области происходило нарастание континентальности, которая нашла выражение в замещении саванн и саванно-степей полупустынями. В гумидных областях тропиков и субтропиков усилилось влияние муссонов и расширились пространства с периодически засушливым климатом. Область тропического минимума в неогене отступила значительно к югу. Климатические перемены привели к изменениям в составе растений и животных, последовательной смене фаун млекопитающих (индрикотериевая, анхитериевая, гиппарионовая и т.д.).

5.2.3. Биотические предпосылки роста разнообразия ящериц. Появление и широкое распространение ящериц, очевидно, было подготовлено ростом разнообразия и биомассы насекомых. Причины их современного и ископаемого обилия, заключены в способности заселять любые, даже ограниченные среды, что обусловлено в целом небольшими размерами (колеблются в основном в пределах от нескольких мм до 15–20 см) и способностью активно использовать в качестве пищи органические ресурсы, включая различные разлагающиеся вещества. Специфическая черта насекомых – связь со всеми растительными стациями: пустыни, высокогорья, континентальные водоёмы и почвы. Ряд групп насекомых (равнокрылые и двукрылые) обладает ускоренным развитием (одно поколение развивается за несколько недель). У отдельных видов оно может приводить к явлению, называемому “массовым размножением”. О деталях становления разнообразия насекомых в прошлом свидетельствуют графики (Дмитриев, Жерихин, 1998; Алексеев и др., 2001), указывающие на монотонный рост разнообразия с начала мезозоя с более чем двукратным увеличением в течение триаса, а также в течение юры.

Исходная насекомоядность была присуща основным стволам тетрапод, начиная с позднего палеозоя, тогда как специализированная указывает на связь позвоночных со стациями, густо заселёнными насекомыми (Родендорф, 1970). В нише мелких насекомоядных наземных хищников ящерицы выдержали конкуренцию с доминировавшими в триасе

Rhynchocephalia (Lepidosauria) и Eolacertilia (иногда эту группу относят к ящерицам: Estes, 1983a; Татаринов, 2006; по нашим данным, это ящерицеобразная ветвь таксона Araeoscilidia), оттеснив их на второй план в течение второй половины мезозоя. Последние эолацертилии сохраняются в раннем мелу (Xianglong zhaoi Li et al., 2007) Китая (серия Джехол), а дожившие до современности в Новой Зеландии ринхоцефалы – сфенодонтиды стали реликтами уже к началу позднего мела, сохранившись на изолированных территориях, например, в раннемеловой Индии, где они представлены фрагментами челюстей с зубами (из-за сходства их строения и прикрепления с зубами ящериц семейства Agamidae они были определены к такому таксону ящериц, как Acrodonta sensu Frost et Etgeridge, 1989: Evans et al., 2002). Заметим, что ближайшие конкуренты ящериц оказались успешными в море или в древесных стациях, которые ящерицы освоили значительно позднее.

Первые настоящие ящерицы появляются во второй половине юры, т.е. фактически после среднеюрского (имеется в виду начало средней юры) кризиса разнообразия наземных тетрапод, приведшего к беспрецедентному снижению разнообразия всех групп на семейственном и родовом уровнях. Кризис проходил на фоне сравнительно спокойных внешних условий, при которых не отмечается крупных трансгрессий или регрессий, вулканической активности и климатических перемен (Каландадзе, Раутиан, 1983, 1993). Всё же отметим, что по времени ему соответствовал распад зоогеографической Пангеи на Гондвану и Афролавразию (Каландадзе, Раутиан, 1992; Kalandadze, Rautian, 1997). Насекомые, чутко реагирующие на смену растительности, также не испытывает в начале средней юры резкой перестройки. По симптоматике кризис соответствует биоценотическому, т.е. характеризуется появлением новых таксонов высокого ранга, возрастанием доли современных групп, вымиранием прежних таксонов, сменой экологических доминантов, и др.

Вероятно, юрский кризис оказался подготовлен предыдущими стадиями эволюции тетрапод. Вслед за Э. Олсоном (Olson, 1966) следует обратить внимание на то, что сформировавшиеся в конце палеозоя три типа сообществ наземных тетрапод поддерживались их разными стволами: водные и околоводные – пеликозавро-терапсидным или теропсидным (Theropsida), наземные – лепидозавро-архозавровым или завропсидным (Sauropsida). В триасе произошла экспансия завропсид. В наземных сообществах тетрапод хищных теропсид – териодонтов вытеснили текодонты (Thecodontia), на смену которым, в свою очередь, пришли хищные динозавры (Theropoda). Две последние группы проделали путь в сторону усовершенствования локомоции. В результате “победу” одержали облигатно двуногие тероподы (Раутиан, Сенников, 2001). Конкуренция проходила на фоне нарастающей с начала мезозоя аридизации, которая продолжалась и в раннем мелу (в рамках в целом

прохладного климата). Изменения состава коснулись животных крупного, среднего и мелкого размерных классов. В числе теропсид появились и вошли в число доминат млекопитающие, а среди завропсид – черепахи и лепидозавры. Эти группы, наряду с динозаврами, птерозаврами и крокодилами стали определять разнообразие мезозойских тетрапод юры и мела на суше, а частично и в море.

5.2.4. О сопряжённости эволюции ящериц и цветковых растений. Во второй половине раннего мела в летописи появляются покрытосеменные растения, для которых энтомофильность, возможно, носила первичный характер (Жерихин, 1978). Экспансия цветковых продолжалась в позднем мелу на фоне постепенного угасания разнообразия голосеменных (Головнёва, 1998). Тотальное господство покрытосеменных наступает лишь в кайнозое. Время появления цветковых растений давно обсуждается исследователями, среди которых бытует точка зрения о криптогенной фазе их эволюции. При этом иногда теоретически допускалась возможность пермо-триасового возраста начала этой фазы, которая на современном этапе исследований полностью отвергнута. По-видимому, экспансии настоящих покрытосеменных предшествовало формирование энтомофильности у голосеменных (кейтониевых, беннетитовых) растений (Красилов, 1972, 1989).

Факт широкого распространения цветковых растений, в том числе на изолированных друг от друга территориях, т.е. на “обломках” триасовой Пангеи, заслуживает гипотезы об их широком первоначальном ареале, а не об ограниченном, как прежде считалось (напр., Тахтаджян, 1957, 1970). Появление их в Центральной Азии, изоляция которой произошла в юре, указывает на теоретическую возможность домелового происхождения группы, возможно, на территории Афролавразии, реконструированной Н.Н. Каландадзе и А.С. Раутианом (1992; Kalandadze, Rautian, 1997).

По мнению В.В. Жерихина (1978), покрытосеменные приобрели конкурентоспособность на основе насекомоопыления, чрезвычайно выгодного для растений с низкой плотностью популяций. На пути становления кайнофита, видимо, уже на первых этапах своей эволюции цветковые растения “притягивали” к себе (сначала через насекомых) позвоночных, в число которых вошли мелкие млекопитающие, птицы и ящерицы. Сопряжённость эволюции цветковых растений и насекомых известна давно, как и насекомых и наземных позвоночных. Однако детали последней связи могут быть конкретизированы. Например, возможность совпадения этапов эволюции насекомых и ящериц предполагал В.В. Жерихин (перс. сообщение), что нам представляется справедливым не только из-за первичной энтомофагии ящериц, но и в силу наложения друг на друга фаз первого расцвета разнообразия всех трёх групп в конце раннего мела, а также совпадения кризисов разнообразия на рубеже раннего и позднего мела.

Взаимосвязь эволюции цветковых растений и ящериц иллюстрирует ход заселения острова Кракатау (41 км от о-ва Ява), разрушенного вулканическим взрывом на две трети в 1883 г. Взрыв уничтожил на оставшейся трети острова всё живое. Известно, что почти через 40 лет после него видовое разнообразие на острове восстановилось более чем на 60% (Гептнер, 1936). Пионерами заселения в первые три года стали 50 видов цветковых растений и 12 видов мхов, а еще через 3 года на острове уже имелись насекомые (мухи, клопы, жуки) и ящерицы.

5.3. Особенности разнообразия ящериц в древности

5.3.1. Ископаемое разнообразие ящериц Центральной Азии и тафономия. На современных континентах встречается от 11 до 16 семейств ящериц (только в Австралии их пять), поэтому наличие сопоставимого или большего числа семейств ископаемых ящериц в одном местонахождении – примечательный и редкий факт, который характеризует только несколько меловых местонахождений Монголии и Китая. Данный феномен не может быть не рассмотрен, хотя бы кратко, через призму тафономических аспектов, которые в палеонтологии имеют важнейшее значение.

В доаптальбских отложениях Центральной Азии находки ящериц приурочены к отложениям прибрежноводного генезиса. В это время во внутренних районах были широко развиты бессточные озёра, с которыми сопряжено пониженное таксономическое разнообразие групп. Например, в серии Джехол в Северо-Восточном Китае, известного разнообразием находок динозавров, отмечено также обилие находок ящериц (несколько видов и несколько сотен образцов), принадлежащих, по нашему мнению, единственному семейству – Ardeosauridae.

Вмещающие отложения раннемеловых позвоночных местонахождения Хобур имеют смешанный озёрно-дельтовый генезис, который предполагает большую площадь водосбора и разнообразие генезиса осадков. Эти обстоятельства предопределили богатство таксономического состава остатков в тафоценозе не только ящериц, но и других групп наземных тетрапод. В отношении ящериц удаётся показать наличие в их составе как новых апт–альбских, так и более древних (юрских) групп.

Озёрно-аллювиальные осадки среднего эоцена в местонахождении Хайчин-Ула II аккумулировали многочисленные остатки таксономически разнообразных ящериц, чего не наблюдается в одновозрастных, но более бедных по составу озёрно-прибрежных отложений Хайчин-Улы III.

Захоронения позвоночных в позднем мелу Монголии, уникальные количеством и качеством находок, происходили практически без переноса, о чём свидетельствуют нередкие находки их целых черепов и скелетов, приуроченных к многометровым толщам

некоторых свит. В первую половину позднего мела на юге этой страны произошло опускание, куда активно привносился обломочный материал, влиявший на сложную и непостоянную конфигурацию береговых линий озёр, отличавшихся массой островов и отмелей (Шувалов, 1982). На некоторых местонахождениях (Хульсан, Хермин-Цав), особенно Ухаа-Толгод, отмечается богатое скопление палеонтологических остатков, спроецированных на поверхность благодаря ветровой эрозии.

Таким образом, уникальное богатство меловых находок ящериц в Монголии обусловлено несколькими случаями совпадения общего подъёма разнообразия группы и относительно полной фиксацией этого события палеонтологической летописью.

5.3.2. Динамика разнообразия ископаемых ящериц Центральной Азии. Динамика числа семейств в течение мезозоя и кайнозоя представлена в виде графика на рис. 153. Он показывает, что ящерицы испытали серию подъёмов разнообразия, в рамках трёх этапов эволюционного разнообразия, о которых говорилось в предыдущей главе. График фиксирует также фактическое число семейств на каждом этапе. Его изменения иногда могут быть отражены контрастнее, если сравнивать друг с другом близковозрастные ассоциации.

Рис. 153. Динамика разнообразия семейств (наклонные пунктиры указывают на число общих семейств при попарном сравнении близковозрастных ассоциаций) и этапы (I–III; ограничены вертикальным пунктиром) эволюционного разнообразия ящериц Центральной Азии с момента появления их в геологической летописи.

По данным представленным в главе IV, первый подъём ящериц Центральной Азии связан с апт–альбом. До этого разнообразие группы было небольшим. Судя по данным из Хобура, раннемеловой максимум состоялся за счёт сохранения юрско-раннемеловых групп, распространённых в Африке, Северной Америке и Европе, и появления на рубеже апта и альба новых эндемичных для раннего мела семейств. Спад апт–альбского разнообразия наметился во второй половине альба. Соответствующая ему ходжакульская ассоциация показывает пониженное разнообразие ящериц в рамках сложившегося ранее баланса разнообразия.

В начале позднего мела на фоне падения разнообразия ящериц происходит формирование новых доминант. Небольшой подъём наметился в начале позднего мела (турон–коньяк), за счёт появления новых групп. Между этим и предшествующим пиками наблюдается ещё одно падение разнообразия. Оно было не столь резким, как это показывает график, если учесть данные по ряду семейств, которые, судя по более поздним по возрасту находкам из барунгойотских отложений, не вымерли полностью, а перешли в категорию реликтовых.

Максимум разнообразия позднемеловых ящериц достигается в кампане, в барунгойотское время. Он составляет 23 семейства, что является абсолютным показателем за всю историю группы. Этот пик сформировался вместе с появлением в ископаемой летописи Монголии и Центральной Азии в целом большого числа новых групп. Переход от “джадохты” к “барунгойоту” на графике кажется внешне плавным, что не совсем точно, поскольку сопряжён с выпадением, по крайней мере, одного элемента (Anguidae).

На нэмэгэтинском этапе число семейств резко сокращается – до трёх. Впечатление о кризисе усиливает тот факт, что в дальнейшем разнообразие ящериц в таком объёме уже не восстанавливалось, а все известные в позднем мелу Центральной Азии группы исчезли на этой территории практически полностью, кроме Parasaniwidae, доживших до конца палеоцена. Ещё один маастрихт-палеогеновый кризисный эпизод выявлен при попарном сравнении нэмэгэтинской и позднепалеоценовой ассоциаций.

На мел-палеогеновом рубеже произошла практически полная смена состава ящериц. Не исключено, что, кроме Parasaniwidae, рубеж пересекли ещё два семейства ящериц, которые в конкретных ориктоценозах мела Центральной Азии не известны. Вероятно, они появились ещё до начала палеогена. Это Agamidae s.l. и Changjiangosauridae.

В палеогене наблюдается постепенный рост разнообразия ящериц. В среднем эоцене формируется его первый максимум, которому соответствует шесть семейств. Ещё один такой максимум приходится на ранний олигоцен. Раннеолигоценовый пик включает новые доминанты (Lacertidae, Glyptosauridae: Glyptosaurinae). Попарное сравнение среднеэо-

ценовых и раннеолигоценовых ассоциаций указывает на отсутствие их идентичности по составу из-за выпадения из летописи региона некоторых элементов (Changjiangosauridae, Glyptosauridae: Melanosaurinae) в течение позднего эоцена, плохо представленного находками. На рубеже палеогена и неогена и без того невысокое по сравнению с мелом разнообразие ящериц падает до трёх семейств. С этого времени Центральная Азия превращается в периферический регион с точки зрения разнообразия ящериц.

Таким образом, с момента появления ящериц в Центральной Азии установлены три подъёма их разнообразия (апт–альбский, среднекампанский и палеогеновый). Подъёмы соответствуют трём эволюционным этапам, о которых говорилось в предыдущей главе. Крупнейший из обозначенных подъёмов приурочен ко второй половине кампана.

5.3.3. Ископаемые ящерицы Центральной Азии и климат. О связи разнообразия современных ящериц с температурными показателеями среды и их интразональности говорилось выше. То, что ископаемые ящерицы подчиняются этой же зависимости, следует из совпадения некоторых пиков разнообразия центральноазиатских групп (рис. 153) с температурными максимумами, а кризисов разнообразия с температурными минимумами (рис. 154), которые в виде графика колебаний температурного тренда в мелу реконструированы по разным данным из Северной Сибири (т.е. там, где контраст колебаний температур был достаточно чётко выражен) В.А. Захаровым (2002). Кривые, представленные в работе последнего автора, как нам кажется, имеют среднепериодический характер. В целом глобальной периодизации климата мела (рис. 152) они не противоречат.

Колебания температур не только “расшатывали” климаксные наземные сообщества, но и прямо влияли на разнообразие температурозависимых пресмыкающихся, что в конечном итоге привело к перестройке составов фаун на разных континентах. Такие перестройки сказались в итоге на известном повсеместном вымирании динозавров в конце мела. Тотальное вымирание не коснулось ящериц, но их разнообразие на мел-палеогеновом рубеже всё же подверглось существенным корректировкам. Подобные процессы имели место и раньше. Изменения климата в начале и в конце палеогена также определяли разнообразие ящериц. В целом подъёмы и спады их разнообразия коррелируют с эпохами потеплений и похолоданий, за которыми, в свою очередь, стоят фазы тектоно-магматической активности.

Интересно также, что потепление вод морей и океанов в позднем мелу привело к широкому распространению морских ящериц семейства Mosasauridae, разнообразие которых формировалось в период становления тёплого гумидного климата. Появление этой группы произошло в сеномане Европы, примерно 98 млн. лет назад. Далее география распространения мозазаврид только увеличивалась.

Рис. 154. Флуктуации температурного тренда в мелу на севере Сибири (по: Захарову, 2002, с изменениями).

За пределы первичного ареала семейство вышло примерно 92–90 млн. лет назад, или во второй половине туронского века. В это время обсуждаемая группа освоила внутреннее море Северной Америки, прибрежно-морские районы северной части Южной Америки, северной и западной части Африки. Спустя несколько миллионов лет (в коньяке) мозазавриды достигли восточного побережья Азии и западного побережья Австралии, а ещё позднее, в сантоне, достигли юга Африки. Примерно 75 млн. лет назад, в кампане, они широко расселились в Южном полушарии (Polcyn et al., 2014). Смена доминант показывает, что распространение морских ящериц, имевшее волнообразный характер, прямо или опосредованно связано с пиками потепления океанических вод. Скорее всего, один из них (в сантоне–кампане) позволил мозазавридам проникнуть далеко на север, в частности, в район современного Чукотского полуострова (Алифанов, Грабовский, 2017). В конце кампана, т.е. в начале прохладной гумидной стадии климата, происходит смена доминант морских ящериц. В их число вошли Mosasaurinae, которые, видимо, лучше других подсемейств, по сравнению с Tylosaurinae, оказались способны поддерживать своё разнообразие в условиях усилившихся перепадов температуры у поверхности морей.

Если кампанский максимум указывает на время максимального расцвета ящериц, то их вымирание на барунгойотско-нэмэгэтинском рубеже (рис. 153), или во второй половине кампана, представляется максимальным за всю историю группы. Этот малоизвестный из-за редкости кампанских континентальных отложений эпизод произошёл на фоне похолодания и гумидизации, чему придаётся локальный статус (Шувалов, 1982). Региональный характер этих изменений выдаёт совпадение вымирания ящериц Центральной Азии с общим похолоданием в середине кампана, которое также отмечено для Севера Сибири (Захаров, 2002). Кампанское похолодание, не исключено, является отдалённым следствием такого глобального фактора, как падение температуры психросферы, реконструированное для начала кампана (Huber et al., 2002). Заметим, что за вымиранием центральноазиатских ящериц следовало появление на следующем этапе североамериканских форм, указывая на сопряжённость смены доминант с зоогеографическими факторами.

Позднекампанский кризис разнообразия оказался переломным в изменении состава центральноазиатских ящериц, поскольку только после него начинается формироваться цепочка переходных ассоциаций, ведущая к становлению современного разнообразия группы. Пережившие кампанское вымирание семейства ящериц, о которых говорилось выше, исчезают из Центральной Азии в течение маастрихта и палеогена. На смену им приходят новые группы уже кайнозойского типа.

Дополнительным к рис. 154 является рис. 155, на котором представлены реконструкция палеотемператур для умеренных широт северного полушария в течение кайнозоя. Они наглядно позволяют оценить масштаб перепадов средних температур в период климатических оптимумов и минимумов, что для мела объективно показать затруднительно.

Рис. 155. Изменение средних годовых температур на различных широтах в течение кайнозоя: *а* – Северное море (по: Buchardt, 1978), *б* – центральная и западная части Тихого океана (по: Douglas, Savin, 1971); *в* – центральные и южные районы Восточно-Европейской платформы, Карпаты, Крым, Кавказ, Средняя Азия, юг Западной Сибири (Ясаманов, 1985).

5.3.4. “Массовое” вымирание сквамат на рубеже мела и палеогена в Северной Америке. Речь идёт о попытке (Longrich et al., 2012) исследовать изменение разнообразия ящериц на мел-палеогеновом рубеже в Северной Америке. Это оказывается возможным сделать в силу их представленности в континентальных отложениях переходного мел-палеогенового возраста в западной части Северной Америки, возможность чего на других территориях отсутствует. Вымирание подаётся как результат падения астероида Чиксулуб на Юкатане, оказавшего, по мнению авторов, влияние на динозавров и другие группы позвоночных животных, а также на насекомых, морских беспозвоночных и растения (действие космического фактора определяется как форма “творческого разрушения”). Отсутствие достоверных данных по ящерицам из Северной Америки в этом свете незакономерно, что и стало теоретическим поводом для исследования. Данные из Центральной Азии, откуда происходит множество ископаемых находок, игнорируются под предлогом неопределённости возраста вмещающих отложений. В работе избегается употребление семейств, определение которых затруднено в силу разных причин, в том числе из-за фрагментарности материалов.

В исследовании задействовано 27 видов ящериц и змей (три вида), значительная часть которых – девять – впервые установлена. Новые находки представляют собой фрагментированный материал: зубные кости с зубами (ящерицы) и позвонки (у змей).

Из позднемаастрихтских форм, включённых в анализ (часть не определена до рода и вида), пять (змея Coniophis Marsh, 1892 и ящерицы: Exostinus Cope, 1873, "Gerrhonotus", Odaxosaurus Golmore, 1928 и Contogenys Estes, 1969) установлены в палеоцене. Случаи транзита через мел-палеогеновую границу североамериканских форм увязаны с небольшими в целом размерами их тела. При этом отмечается, что единственной полностью вымершей группой является Polyglyphanodontia sensu Gautheir et al., 2012 (в его состав включены семейства Tupinambidae, Mongolochamopidae и Polyglyphanodontidae, из разных микроотрядов подотряда Iguania, относящихся, по нашей классификации, к Teiumorpha, Macrocephalosauria и Polyglyphanodontia s.str. соответственно). Интересно, что авторы публикации всё же допускают возможность конкурентного замещения полиглифанодонтий “ангвидами” (современные Anguidae и ископаемые Glyptosauridae).

Следует обратить внимание на многочисленные нестыковки в подборе фактов и объяснений. Например, “массовое вымирание” змей, если их рассматривать отдельно, составляет около 30 процентов. “Вымирание” ящериц касается в основном, как мы предполагаем, неавтохтонных “полиглифанодонтий”, тогда как автохтонная часть – тейюморфы – полностью всё же не исчезают. Эта группа указана нами также для позднего кампана Центральной Азии, а ныне представлена в Северной и Южной Америке (здесь формально

она известна с палеоцена). Из виду упускается то, что кроме диплогосс, в палеогене разнообразными становятся игуаноморфы и особенно змеи, которые могли составить конкуренцию позднемеловым доминантам. Анализ географического и геологическорго распространения этих групп в обсуждаемой работе не приводится.

Если рассматривать транзит ящериц через мел-палеогеновую границу в Северной Америке не через анализ родо-видового разнообразия, которое нередко существенно отличается у разновозрастных ассоциаций, а в виде анализа разнообразия семейств, то картина резко меняется не в пользу представлений о “массовом вымирании”. В этом случае из 10 семейств ящериц, которые, по нашим собственным определениям представлены в Северной Америке, только четыре переходят в палеоцен. С точки зрения родо-видового разнообразия позднемеловых сквамат, данные о которых приведены в обсуждаемой работе в виде списка, заслуживает внимания разница между маастрихтскими и кампанскими по возрасту видами. Общее число кампанских видов составляет более полусотни (52), из которых только 14, т.е. около четверти, перешли в маастрихт. Таким образом рубеж кампана и маастрихта для сквамат в Северной Америке был более кризисным по сравнению с рубежом мела и палеогена. Эта же закономерность отмечается в Центральной Азии, о чём говорилось выше. Однако различия по составу позднемеловых семейств здесь внешне имеют достаточно обычный вид региональной смены доминант, за которым вряд ли стоит какое-либо ударное событие. Сомнительно оно и для Северной Америки.

5.4. Нишевое разделение ящериц в меловое и палеогеновое время

5.4.1. Гипотеза тёплой фазы климатического цикла. Исследования экологии современных ящериц, показывают, что разделение видов у них происходит по трём основным направлениям экологической специализации: месту, времени и пище. Такое разделение существенно ослабляет перекрывание ниш. Интересно, что оно носит разнокачественный характер в разных районах, даже в пустынях. Например, в австралийской Большой Песчаной, а также в североамериканских Соноре и Мохаве преобладет пищевой фактор, а в южноафриканской Калахари – факторы места и времени (Pianka, 1973, 1975).

Примеры предполагают разные качества пространства местообитаний и пищи. За этим также стоит отсутствие возможности процветания в скудных обстановках, несмотря на способность ящериц выживать в таких условиях. Максимально разделение по нишам, скорее, сопряжено с пиками продуктивности кормовой базы, которая, в свою очередь, может быть связана с гумидными фазами. Этой тенденции в максимальной мере соответствуют обстановки позднего мела, а точнее, интервалов сеномана–коньяка и сантона–кампана, в течение которых имело место потепление, открывшее ящерицам дорогу к новым ресурсам пищи.

Рис. 156. Соотношение насекомоядных (In), плотоядных (C) и растительноядных (P) ящериц в ассоциациях мезозоя и кайнозоя Центральной Азии (*а–г*) и сравнение этих данных с современными (*д*): *а* – баррем–альб, *б* – средний кампан, *в* – средний эоцен, *г* – ранний олигоцен, *д* – современность.

В качестве показателя когерентного этапа эволюции тетрапод Центральной Азии, развившегося на фоне тёплых климатических циклов в мелу и палеогене, можно использовать возникновение среди ископаемых ящериц специализированной растительноядности, о которой упоминалось выше. Сравнение крупных ископаемых ассоциаций указывает на отсутствие или незначительное присутствие «специалистов» по питанию растительностью в юре и в неокоме соответственно.

Первые растительноядные ящерицы появляются в период постнеокомского потепления. Предположительно, на эту роль может претендовать только один представитель семейства Dorsetisauridae (Kuwajimalla kagaensis Evans et Manabe, 2008 из баррем–апта Японии), у которого развиваются ланцетовидные зубы с крупной пильчатостью по режущим кромкам. В позднем мелу появляются группы с многовершинными (Gilmoreteiidae) и поперечно расширенными (Cherminotidae) зубами (рис. 21, 22). Формируется также стригущий тип челюстей (Priscagamia). Для палеогена доля склонных к растительноядности ящериц значительно увеличена за счёт ящериц таксона Pachyglossa, куда входят и современные Agamidae.

Динамику роста отражает диаграмма на рис. 156. На ней показано появление и увеличение доли предположительно растительноядных ящериц в течение мела и палеогена. Относительный максимум характерен для палеогена (рис. 156, *в, г*), но абсолютный – устанавливается в позднем мелу (рис. 156, *б*).

Однако высокое позднемеловое разнообразие ящериц только гипотезой тёплой фазы климатического цикла не объясняется. Поиск других причин приводит нас к модели материкового “острова”.

5.4.2. Модель материкового “острова”. Для экологии современных животных и растений интерес всегда представляли островные сообщества, на примере которых гораздо легче изучать влияние на экосистемы и её отдельные элементы различных природных факторов. Своего рода “островами” являются изолированные биотопы (например, озёра, горы, лес, пустыня и т.д.). Закономерности распределения видов на реальных и материковых “островах” отличаются. Сравнение показывает, что сопоставимые территории на материке содержат большее количество видов, особенно высоких трофических уровней, поскольку подобные участки обитания включают не конечное разнообразие, а “выборку”, способную пополниться редкими или реликтовыми видами или группами (Пианка, 1981).

Таким материковым “островом” могла быть позднемеловая гобийская депрессия, описанная В.Ф. Шуваловым (1982), к которой приурочены наиболее продуктивные местонахождения ископаемых ящериц (рис. 157).

В рамках гобийской и других подобных депрессий ящерицы могли составлять относительно замкнутое сообщество. Несомненно, что в позднем мелу Монголии их видообразование было связано также с периодической утратой изоляции на более-менее крупных территориях в пределах депрессии, что объясняет богатое видовое разнообразие ряда позднемеловых семейств (как например, Mongolochamopidae). В качестве реликтовых для позднего мела выступают юрско-раннемеловые семейства (Temujiniidae, Eoxantidae, Ardeosauridae, Globauridae и Paramacellodidae).

Рис. 157. Образование Гобийской депрессии в мелу (по: Шувалов, 1982).

5.4.3. Ящерицы как плотоядные хищники. Ещё одной причиной феномена позднемелового разнообразия ящериц являются хищники. Считается, что они, разряжая популяции жертв, делают возможным локальное сосуществование многих видов и групп, т.е. их наличие – условие высокого разнообразия сообщества (Пианка, 1981). В случаях дефицита хищников (например, при островной изоляции) ящерицы могут занимать вершину общей трофической пирамиды, к чему склонны современные представители рода Varanus. Отсутствие конкурентов и обилие пищи не раз приводили к увеличению их размеров вплоть до гигантских. Например, у современного V. komodoensis длина тела с хвостом доходит до трёх метров, а у V. priscus из плейстоцена Австралии она могла достигать семи метров. Причина большого разнообразия платинотных семейств (Parasaniwidae, Saniwididae и Cherminotidae) в позднем мелу Центральной Азии, видимо, кроется в ограниченном конкурентном влиянии на них хищных динозавров (Theropoda). Не исключено, что последние ослабляли своё влияние в пределах азиатских депрессий, например, в периоды повышенной влажности, когда большие участки суши становились труднопроходимыми для двуногих животных, но оставляли возможность способным к плаванию некоторым группам платинот занимать вершину пищевой пирамиды.

Объект охоты большинства видов современных платинот – все мелкие позвоночные. В прошлом в их число попадала и молодь динозавров. Если учесть, что платиноты появляются и становятся разнообразными в позднем мелу на фоне роста разнообразия и биомассы мелких млекопитающих, то последние, видимо, также сыграли немаловажную роль в становлении плотоядных ящериц.

В конце кампана разнообразие плотоядных ящериц Центральной Азии снизилось до одной группы – Parasaniwidae. В эоцене её сменили Varanidae, которые сначала появились в виде небольших форм подсемейства Saniwinae (Saniwa cf. encidens), близких по размеру (до в 1,5 м длины) современному серому варану (Varanus griseus). Затем доминантами становятся более крупные формы (S. cf. grandis), приближающиеся по длине (2–2,5 м) к полосатому варану (V. salvator). Последний вид охотится на змей, черепах, детёнышей крокодилов, небольших обезьян, выдр и даже мелких оленей.

Появление крупных платинот в Центральной Азии коррелирует с ростом числа разнообразия ящериц и мелких позвоночных в целом. Преимущество варанид по сравнению с другими семействами платинот, можно связать с развитием у них крупных мыщелков туловищных позвонков, которые увеличивают подвижность осевого скелета, мыслимую в связи с более высоким по сравнению со всеми ящерицами (включая семейства платинот) активностью. Вараниды – одна из немногих групп, способная к патрулированию обширной кормовой территории.

Рис. 158. Трофические связи в экосистемах мела (*а, б*) и палеогена (*в*) Центральной Азии и факторы ниши плотоядного подуровня на ступени консументов второго порядка: *а* – семейство Hodzhakuliidae (Scincomorpha) в раннем мелу; *б* – семейства Parasaniwidae, Saniwididae, Cherminotidae в позднем мелу, *в* – семейства Varanidae (Platynota), Arretosauridae (Iguanomorpha) и змей в эоцене.

Фактически платинотные ящерицы в Центральной Азии с момента появления в палеонтологической летописи в мелу занимали если не вершину пищевой пирамиды, то подуровень плотоядных хищников наряду с тероподами небольших и средних размеров. Такое же положение сохранилось в кайнозое, когда на смену доминировавшим динозаврам пришли млекопитающие (рис. 158).

5.4.4. Плотоядность у Scincomorpha и Iguanomorpha. В результате низкой конкуренции ящерицы проявляют способность занимать высокие подуровни среди консументов второго порядка. Обычно такая способность приписывается платинотам, но их нишу способны воспроизводить и другие группы ящериц, как например, некоторые макротейиды, называемые “американскими варанами”. Плотоядный “вид” имеют ящерицы, обладающие крючковидными зубами, форма которых, как уже отмечалось выше, связана с тем, что в их рацион на первоначальном этапе входили не только насекомые, но также длиннотелая и более мускулистая добыча (черви, мокрицы, гусеницы). Увеличение в размерах форм с подобными зубами облегчает приспособление к питанию такой сильной добычей, как позвоночные. Из нашего опыта изучения ископаемых ящериц примечательны два подобных факта, не связанные прямо с эволюцией платинот, что учтено на диаграмме рис. 156.

Один из них имеет отношение к апт–альбскому эпизоду эволюции ящериц Центральной Азии (рис. 158, *а*). Тогда в сложившихся благоприятных условиях, приведших к первому подъёму разнообразия ящериц, выделились крупными размерами и варанообразным строением зубов (субплевродонтия, радиальность расположения, большая высота и заострённость) сцинкоморфы ископаемого семейства Hodzhakuliidae (Xantusiomorpha). Судя по наличию переходных форм, специализация произошла в короткий срок в результате внутрисемейственной радиации. Ходжакулииды вымерли на следующем этапе вместе с появлением настоящих платинот.

К плотоядным среди ископаемых форм, видимо, относились игуаноморфы семейства Arretosauridae, типовой род которого – Arretosaurus Gilmore, 1943 – отличается не только мелкими и острыми зубами, как у некоторых архаичных платинот, но и общими крупными размерами (рис. 158, *в*). Предположительная плотоядность в данном случае не удивительна на фоне падения разнообразия центральноазиатских платинот в конце кампана и до появления на эволюционной арене Varanus. Сосуществование плотоядных арретозаврид с варанидами рода Saniwa Leidy, 1870 объяснимо тем, что они, вероятно, использовали иной, подкарауливающий тип охоты. Подкарауливание характерно в целом для ящериц и развито у современных североамериканских платинот из семейства Helodermatidae (ядозубы). Оно, видимо, было также свойственно меловым и палеогеновым Parasaniwidae, отличавшихся развитием ограничивающих активность остеодерм.

5.5. Некоторые итоговые положения

Становление разнообразия ящериц в мелу было обусловлено формированием тёплого температурного цикла, появлением новых типов сообществ, в которых цветковые растения играли ведущую роль. Три крупных пика подъёма разнообразия (апт–альбский, среднекампанский и палеогеновый) у центральноазиатских ящериц, устанавливаемые с момента появления группы в летописи, предшествуют кризисам разнообразия вблизи границ раннего и позднего мела, в конце кампана и палеогена. Подъёмы связаны со становлением благоприятных температурных и ландшафтных условий, обилием и разнообразием пищи. Спады, несмотря на их совпадения с похолоданиями, соответствуют также и крупным перестройкам биоценотических связей. По-видимому, отсутствие жёсткого конкурентного пресса со стороны других групп позвоночных (змей, динозавров, млекопитающих) в условиях развития позднемеловых центральноазиатских депрессий оставляло ящерицам возможность во время максимумов разнообразия формирование плотоядности. Основное разнообразие таких форм сосредоточено в середине кампана и связано с таксоном Platynota. На этот же период приходится появление ящериц со специализированной зубной системой, указывающей на наличие у них в рационе заметной доли растительности.

К сказанному следует добавить, что в мелу ящерицы Центральной Азии являлись обитателями открытых и полуоткрытых пространств. Здесь они осваивали различные типы биотопов и кормов, в том числе растительные. При этом разнообразием локомоторной активности они не обладали, судя по отсутствию признаков формирования специализированных древесных (т.е. связанных с лесными ландшафтами) и безногих (т.е. связанных с рыхлым грунтом и травяными стациями) групп.

ГЛАВА VI. ЗООГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИСТОРИЯ ЯЩЕРИЦ ЦЕНТРАЛЬНОЙ АЗИИ

6.1.Общие замечания

Биогеография получила мощный импульс к развитию с появлением теории эволюции, расширив область своих задач от описания территории обитания современных организмов до объяснения их распространения с учётом роли эволюционных факторов (изоляция, колонизация, параллелизмы, конвергенции, конкуренция и др.). Историческая биогеография, изучающая условия расселения современных групп в прошлом, отчасти пересекается с палеобиогеографией, которая, являясь одним из направлений палеонтологических исследований, занимается поиском закономерностей географического распространения вымерших групп животных (палеозоогеография) и растений (палеофитогеография), а также районированием суши и морей в разные геологические эпохи. Историческая биогеография традиционно остаётся частью биогеографии, а палеобиогеография на современном этапе выделилась в особое научное направление (Янин, 2009).

Первые биогеографические гипотезы объясняли распространение организмов, исходя из постоянства расположения континентов в прошлом и связями их друг с другом с помощью сухопутных мостов. Новую страницу исторической биогеографии открыла теория дрейфа континентов А. Вегенера, которая реконструирует их исходное положение в виде гигантского протоконтинента Пангеи, распавшегося на северную – Лавразию (Северная Америка, Европа и Азия) и южную (Гондвану: Африка, Южная Америка, Антарктида и Австралия) части. Теперь реконструкции нередко учитывают детали (обычно последовательность) распада первичной суши и перемещения её крупных участков по поверхности планеты.

Лежащее в основе теории дрейфа представление о расширении океанической коры – далеко не единственный фактор, определявший эволюцию последней. В отдельные времена, которые называют эпохами складчатости, или тектономагматическим фазами, происходило усиление активности земных недр, имевших планетарный характер. Для мелового периода выделяют семь таких фаз: бореальная (юра–неоком), тихоокеанская (неоком–апт), австроальпийская (альб–сеноман), средиземноморская (турон–коньяк), субгерцинская (коньяк–сантон), периарабская (кампан–маастрихт), ларамийская (мел–палеоген). С ними сопряжены волновые поднятия или опускания континентов и океанического дна, а также колебания уровня океана и климатические изменения. Например, последняя, ларамийская, фаза вызвала сокращение площади эпиконтинентальных морей, рост вулканизма и похолодание, что привело к внешне выраженным изменениям в составе биоты. Иногда

фазы складчатости объясняют периодическими изменениями формы планеты вследствие колебаний угловой скорости её вращения (ротационная гипотеза) и связанных с этим расширением и сокращением земной коры в экваториальной области или в противофазе к ней – в полярных областях. Гипотеза позволяет учесть, что наряду со сдвигами земной коры, происходило образование раздвигов или сжатие, а также вращательное и возвратное движения крупных континентальных плит.

Общая картина дрейфа крупных участков суши, как и их древние биогеографические связи ещё требует уточнений. Несмотря на это, уже сегодня для объяснения распространения тех или иных групп организмов на всех континентах обычно допускается их возникновение до распада Пангеи. В то же время изоляция континентов и других территорий морскими проливами интерпретируется как фактор, стимулирующий таксономическую дивергенцию. На этой основе возникла так называемая викариантная зоогеография, а точнее, её раздел, называемый мобилистской зоогеографией. Он устанавливает взаимосвязь между последовательностью филогенетической дивергенции и разделением континентов морскими проливами.

Следует учесть, что барьерами, нарушающими миграционные пути наземных организмов, служили не только морские проливы, но и горные системы, пустыни, области неблагоприятного климата и другие факторы. В тоже время связь крупных участков суши может быть осуществлена посредством временных, быстро возникающих и исчезающих островов (обычно вулканических), растительных плотов, способностью к плаванию или пассивному полёту тех или иных видов. Предположение о связи дивергенции внутри таксона с географическими преградами имеет некоторые ограничения. Например, в разобщенных популяциях репродуктивная изоляция, возникающая как побочный эффект накопления генетических отличий, может и не наступить; напротив, у симпатрических популяций изоляция способна сформироваться на фоне конкуренции, которая стимулирует экологическую и морфологическую дивергенцию. Поскольку знания о последовательности и характере фаунистических связей континентов в прошлом скудны и позволяют судить о них только приблизительно, то это не исключает того, что одни таксоны, возникшие на изолированной территории, в дальнейшем могли расселиться по всему миру, тогда как другие, при ограниченном современном распространении, в далёком или даже недавнем прошлом были космополитами.

При реконструкции биогеографических связей крупных территорий усложняющих факторов столь много, что принять какие-то глобальные схемы в качестве общепринятых трудно. Несмотря на это, практикуемая в литературе реконструкция положения континентальных плит на поверхности планеты, по разного рода геологическим данным, нередко

воспринимается в качестве отправной точки для многих современных биогеографических исследований. При этом известные палеогеографические схемы, построенные с помощью положений теории дрейфа, часто не столько объясняют распространение того или иного таксона, сколько с помощью нового объяснения пытаются укрепиться в собственной справедливости.

Сторонникам мобилистской зоогеографии достаточно давно возразил Ф. Дарлингтон (1966). Он заметил, что современное распространение животных и растений не может отразить перемещение континентов. Если группа животных встречается теперь только в Африке и Бразилии, то реконструкция африкано-бразильского материка означает, что распространение животных было более консервативным, чем движение суши. В качестве ещё одного примера он также заметил, что некоторые авторы допускают соединение Африки, Мадагаскара и Индии в рамках гипотетического материка, называемого «Лемурией». Но данное предположение может быть опровергнуто убедительными и достаточно многочисленными доказательствами. Даже лемуры, в честь которых названа эта суша, в Африке и тропической Азии имеют прямое родство, а на Мадагаскаре относятся к эволюционно боковым линиям. Следовательно, Лемурия – ошибочная теоретическая конструкция.

Как всегда в условиях неопределённости растёт ценность палеонтологических материалов. Именно ископаемые данные указывают на реальное распространение в прошлом тех или иных современных групп, а также позволяют оценить истинность древних биогеографических связей тех или иных территорий. Объективность палеонтологических данных при этом не требует обязательного привлечения реконструкций движения континентов, поскольку может обойтись либо допущением биогеографической изоляции, интерпретируемой в качестве изоляции территориальной, либо гипотезой связи двух сравниваемых фаун непосредственно или через посредство связей с другими фаунами (территориями).

Среди современных наземных тетрапод для реконструкции зоогеографических связей крупных участков суши в мезозое и раннем кайнозое ящерицы исключительно перспективны. Их преимущество по сравнению с другими группами состоит в том, что они, являясь ровесниками многих архаических пресмыкающихся, в том числе динозавров, до сих пор остаются достаточно разнообразными на всех доступных для жизни континентах. Однако трансформация перспективности в правдоподобные результаты возможна, если объединить данные по распространению группы в настоящем и прошлом. Современный этап развития палеонтологии позвоночных позволяет, хотя бы отчасти, это осуществить.

6.2. Гипотезы географического происхождения и распространения ящериц

6.2.1. О наиболее общих особенностях географического распространения современных групп ящериц. В современности ящерицы расселены по всему миру. Однако их разнообразие представлено неравномерно. Оно растёт по направлению к тропикам и падает с приближением полюсов и горных вершин. Такая особенность определяется зависимостью активности ящериц и всех пресмыкающихся небольшого размера от температуры окружающей среды.

Кроме температур, на сложный “узор” распространения ящериц накладывают отпечаток и другие факторы. Некоторые из них обусловлены конкурентоспособностью и возможностью к активному освоению новых территорий. Важным обстоятельством является то, что среди современных форм нет плавающих на большие расстояния видов. При этом представление о способности ящериц пересекать морские проливы или добираться до удалённых в море островов с помощью активного плавания или на растительных плотах иногда преувеличено. В силу этих причин космополитные семейства ящериц редки (к таким относятся только Gekkonidae s.l. и Scincidae). Ареалы многих современных семейств (например, Acontiidae, Anniellidae, Dibamidae, Feyliniidae, Gymnophthalmidae, Lanthanotidae, Teiidae s.str., Xantusiidae и др.) ограничены одним континентом. Чаще всего одни и те же семейства ящериц фиксируются на нескольких материках.

6.2.2. Аллопатричность “игуан” и “агам” как ключ к зоогеографии ящериц. Считается, что происхождение современного географического распространения ящериц может быть раскрыто через объяснение распространения архаичного, как ныне принято считать, таксона Iguania. В этой связи биогеографы придают большое значение факту отсутствия симпатричности ареалов “игуан” (Iguanidae s.l.) и “агам” (Agamidae s.l.). Эти семейства составляют основу современного разнообразия игуаний. “Игуаны” представлены преимущественно в Новом Свете (плюс Мадагаскар, Галапагосские острова и архипелаги Фиджи и Тонга), а “агамы” - в Старом Свете (без Мадагаскара) и в Австралии.

Феномен географического распространения “игуан” и “агам” волновал учёных многих поколений. При этом объяснение их пространственного расхождения нередко виделось во взаимной конкуренции, что А. Карр (1975) выразил крылатой фразой: “Слишком похожи, чтобы жить вместе”. За ней стоит напрашивающаяся в этом случае и высказанная рядом биогеографов гипотеза конкурентного вытеснения более древних “игуан” эволюционно более молодыми “агамами”, которая нашла отражение в уже упоминавшейся классической сводке Ф. Дарлингтона (1966). В частности, по ней предполагалось, что “игуаны” произошли в Старом Свете. Основанием для такого заключения служит присутствие последних на Мадагаскаре.

Недостаток изложенной выше гипотезы заключён в неощутимости её связи с морфологическим и палеонтологическим контекстом. Поэтому ныне широкое признание получила более насыщенная фактами альтернатива. Она предполагает первоначальное освоение “игуанами” территории Гондваны, на распавшиеся части которой, кроме Америки и Мадагаскара, впоследствии проникли “агамы”, вытеснив своих экологически и филогенетически близких предшественников. Обзор мнений зоологов и биогеографов в пользу Гондванской гипотезы представлен Д. Эвери и У. Тэннером (Avery, Tanner, 1971).

Заметим, что все гипотезы происхождения “игуан” основаны на недоказанном допущении о происхождении ящериц во времена триасовой Пангеи, опираясь на факт широкого распространения группы в южном полушарии, в частности, на Мадагаскаре. Следует, вместе с тем, сказать, что аллопатричность “игуан” и “агам” может оказаться результатом относительно недавних событий, поскольку сосуществование двух групп отмечено в палеогене Европы, Северной Америки и Азии (Estes, 1983a). Их пространственное расхождение вполне могло сложиться благодаря относительно недавнему палеоген-неогеновому биотическому кризису, в результате которого “агамы” вымерли в Северной Америке и Европе, а “игуаны” – в Африке и Азии.

6.2.3. Проблема колонизации удалённых в океане островов.

Г а л а п а г о с с к и й а р х и п е л а г. С зоогеографической точки зрения загадочным представляется появление игуаноморф на Галапагосских островах, имеющих вулканический генезис и удалённых от южноамериканского континента примерно на 1000 км. Группа представлена эндемичными родами Amblyrhynchus, Conolophus (Iguanidae s.str.) и Microlophus (Tropiduridae). Кроме этого на архипелаге отмечены наземная черепаха, несколько видов змей, ряд осёдлых видов птиц, грызун (Cricetidae) и летучая мышь. Все формы – выходцы из Америки. Откуда именно пришло большинство из них, не очевидно, поскольку острова находятся недалеко как от Центральной, так и от Южной Америки.

Отчасти свет на проблему проливают данные о том, что геологически острова Галапагосского архипелага имеют сходство с расположенным северо-восточнее островом Кокос (на нём также обитает один из видов галапагосских, или дарвиновых вьюрков, которые не известны на континенте). Этот факт стал основой для предположения о возможной в прошлом (в течение кайнозоя) континентальной связи Галапагосов с Центральной Америкой (Vinton, 1951). На это же указывают данные рельефа океанического дна, которые демонстрируют расположение в области архипелага подводных поднятий и их ориентированность в сторону Панамского перешейка (Богданов и др., 1978). Даже если континентальной связи не было, то “игуаны” могли проникнуть на Галапагосы благодаря межамериканскому течению, несомненно, имевшему место до формирования Панамского пе-

решейка. Существуют данные о современных течениях вблизи Панамы, которые иногда достигают скорости 75 миль в день и переносят массу плавучих предметов к острову Кокос и островам Галапагосского архипелага (Дарлингтон, 1966).

М а д а г а с к а р. Остров либо выделяют в самостоятельную зоогеографическую область, либо включают в Эфиопскую область в качестве подобласти. На Мадагаскаре полностью отсутствуют многочисленные в Африке чисто пресноводные рыбы. Среди амфибий нет типичных для материков безногих, пипповых, жаб и настоящих лягушек, а среди рептилий отсутствуют черепахи семейств Trionychidae и Emydidae, ящерицы семейств Agamidae, Lacertidae и Varanidae, а также амфисбены и ядовитые змеи. Тем не менее, большинство мадагаскарских рептилий имеет африканские корни. Большую часть оседлых птиц составляют эндемичные виды, значительная доля которых также происхождением связана с Африкой. Фауна млекопитающих специфична по отсутствию дикобразовых, непарно- и парнокопытных (кроме, вероятно, завезённых видов), зайцеобразных, хоботных, хищных и т.п. Важно отметить, истинно или очевидно древних (мезозойских или раннекайнозойских) тетрапод на острове мало. В числе таких можно уверенно назвать лемуров и тенреков среди млекопитающих, а также некоторых ящериц (например, кордилиды и игуаноморфы) среди пресмыкающихся. Игуаноморфы представлены родами Oplurus и Halaradon. Оба они рассматриваются в эндемичном семействе Opluridae.

Палеонтологические данные по наземным тетраподам Мадагаскара, кроме плейстоцена, настолько бедны, а сама территория так мала, что попытки решить вопрос его связей однозначно обречены на спорность. Надежда на существенное заполнение пробелов палеонтологической летописи вряд ли имеет под собой какую-либо реальную почву. Тем не менее, на дополнительные рассуждения о фаунистических связях Мадагаскара наталкивает его геология, которая указывает на возможность оформления фаунистической специфики острова уже в конце палеозоя (Полиан, 1990). В юрское время почти все западное побережье Мадагаскара, как и значительная часть расположенного против него побережья Африки были залиты морскими водами. Отчасти вследствие этого в последнее время гипотеза исходной биогеографической общности Мадагаскара с Африкой (или с другими территориями через посредство Африки) теряет своих сторонников из-за готовности их принять другие точки зрения. Среди них обсуждается связь фауны Мадагаскара с фауной Лавразией, через Индостан (например, Rage, 2003) или с Южной Америкой через Индостан и Антарктиду (например, Krause et al., 1997; Noonan, Chippindale, 2006). Последняя гипотеза объясняет, кроме прочего, одновременное наличие на Мадагаскаре и в Южной Америке “игуан”, при этом игнорируя более существенное фаунистическое сходство Мадагаскара и Африки.

По мнению Н.Н. Каландадзе и А.С. Раутиана (1983), поддерживающих классическое представление, фаунистическая связь Мадагаскара и Африки имела место не в кайнозое (в миоцене или плейстоцене), как предполагали многие предшествующие авторы, а в раннем мелу. О меловом возрасте обсуждаемой связи свидетельствуют немногочисленные находки из верхнемеловых отложений острова, принадлежащих ряду групп пресмыкающихся, например, неядовитым змеям Madtsoia madagascariensis Hoffstetter, 1961 и Menarana nosymena Laduke et al., 2010 (Madtsoidae; известны также в позднем мелу Южной Америки, Африки, Европы, в палеогене Индостана и в кайнозое Австралии), сцинкоморфной ящерице Konkasaurus mahalana Krause et al., 2003 (Cordylidae s.l.) и динозаврам (например, абелизавроидным тероподам; известны в мелу Африки, позднем мелу Южной Америки и Индии: Sampson et al., 1998).

А р х и п е л а г и Ф и д ж и и Т о н г а. Интригующим является вопрос о заселении “игуанами” островов архипелагов Фиджи и Тонга, где распространены два вида рода Brachylophus, относящегося к семейству Iguanidae s.str. Этот реликт в фауне всей западной тропической части Тихого океана удивителен более всего, поскольку остальные позвоночные, хотя среди них представлены эндемики, являются несомненными мигрантами. Геологический возраст древнейших пород на крупнейших островах Фиджи и Тонга достигает 40 млн. лет (Hall, 2002), что соответствует середине эоцена.

Из рептилий, кроме “игуан”, на Фиджи и Тонга встречается 10 видов гекконов (два вида эндемичны), 12 видов сцинков (пять видов эндемичны) и три вида змей (один эндемичен). Среди змей отмечается также распространённый на Новой Гвинее, Суматре, Яве и на соседних островках близкородственный афроазиатскому роду Eryx удавчик рода Candoia (ранее Enygrus; возможно, завезён человеком: Дарлингтон, 1966).

Проблема заселения “игуанами” Фиджи и Тонга обсуждалась не раз. Высказывались (обычно попутно) мнения о проникновении их на эти острова с территории Америки, Австралии и Азии (см. обзор: Noonan, Sites, 2010). Способ переселения допускается разный, но только для первого случая всегда предполагаются растительные плоты (Gibbons 1981). Считается, что “путешествие” игуаноморф на таких плотах от берегов Америки до архипелагов Фиджи и Тонга могло занимать до одного года (Noonan, Sites, 2010); заметим, команда под руководством Тура Хейердала прошла этим маршрутом в 1947 г. на плоту “Кон-Тики” с парусным оснащением и буксировкой от берега Перу через штилевую зону за 102 дня. В гипотезу заселения архипелагов новый аспект вносят данные филогенетического анализа. По ним у Brachylophus выявляется ряд архаичных признаков, что ставит данный род в составе семейства в положение, близкое к базальному (Avery, Tanner, 1971; De Queiroz, 1987). Данный факт указывает на возможность древнего проникновения “игу-

ан” на Фиджи и Тонга. Вопросом остаётся, какой путь колонизации архипелагов наиболее реален. Пока прямых фактов в пользу американской или австралийской гипотез нет. Нет их и в пользу центральноазиатской гипотезы, которая естественно напрашивается из-за находок представителей нескольких семейств игуаноморф в мелу и палеогене Монголии и Китая.

6.2.4. Зоогеография ящериц в свете данных палеонтологии. Первым реконструкцию исходных ареалов основных групп ящериц в единой схеме попытался построить Р. Эстес (Estes, 1983b). Основной приём его анализа состоит в наложении гондванской гипотезы происхождения игуаний (рис. 159) на вариант мобилистской реконструкции разделения континентов, построенный на основе теории расширяющейся Земли. Значение в построениях имеет классификация, в которой ящерицы рассмотрены в виде четырёх инфраотрядов. Среди них в частности определяется сестринский характер родства Scincomorpha и Anguimorpha, а также базальное положение по отношению к другим группам таксона Iguania (рис. 24, а). Эстес также активно привлекал к своим палеозоогеографическим реконструкциям палеонтологические данные.

Далее допускалось, что вместе с разделением Пангеи произошло появление лавразийских сцинкогеккономорф и гондванских игуаний. Возникновение первичного разнообразия игуаний, по Р. Эстесу, увязано с юго-западной частью Гондваны (южные районы Америки и Африки). Последующий раскол этого массива суши произошёл вместе с разделением на рубеже юры и мела Южной Америки и Африки. Африканская популяция эволюционировала в представленных на Мадагаскаре современных “игуан”. На территории Африки, как было предположено, “игуаны” исчезли в результате климатических и других теоретически возможных причин, тогда как в Южной Америке сложилась основа для их современного разнообразия. На границе мезозоя и кайнозоя группа проникла в Северную Америку из Южной Америки по вулканическим островам (ранее это событие связывалось с началом кайнозоя: Estes, Price, 1973). В эоцене “игуаны” прошли по Североатлантическому мосту в Европу, в центральной части которой отмечаются находки их ископаемых представителей.

Обсуждая проблему территориального происхождения “агам”, Р. Эстес ссылается на опыт работы С. Муди (Moody, 1980), который не исключал возможность их независимого происхождения от “хамелеонов” в Юго-Восточной Азии, Австралии или на промежуточных островах. В Африку, по его мнению, “агамы” проникли вторично. По Эстесу, общие предки двух последних групп сформировались на единой территории, которая охватывала Африку (точнее её северную часть) и Евроазию. К архаичным акродонтным ящерицам Р. Эстес относит Euposaurus Jourdan, 1862 (скорее всего, принадлежит семейст-

ву Sphenodontidae; примеч. автора) из поздней юры Европы. Разделение Chamaeleonidae и Agamidae s.l., по его мнению, произошло в начале мела. “Хамелеоны” сформировались в Африке, затем проникли на Мадагаскар, а в кайнозое в Центральную Европу (миоцен) и Индостан. “Агамы” современного типа получили возможность первичного расселения в Восточной Гондване (Австралия и Индостан) и Юго-Восточной Азии. В мелу они прошли в Центральную Азию, судя по находкам здесь позднемелового Mimeosaurus Gilmore, 1943 (представитель Priscagamia, Chamaeleomorpha). В палеогене “агамы” освоили северные континенты, судя по находкам на них видов рода “Tinosaurus” (часть его видов принадлежит Uromastycidae, а часть – разным подсемействам Agamidae; примеч. автора).

Сходным с агамидами образом распространились такие группы, как Gekkonidae s.l., Scincidae и Varanidae. Однако их предыстория описывается по-разному и воспринимается с большим трудом в виду использования в терминологии названий типа “анцестральные ангвиморфы” или “анцестральный сцинкоидо-кордилоидный ствол”, за которыми не стоят какие-либо конкретные данные. Некоторые заключения выглядят внутренне противоречиво. Например, современные Cordylidae считаются дериватами сцинкоидо-кордилоидного ствола, широко расселённого на северных континентах, но для самого семейства указано гондванское происхождение, ограниченное только Африкой. Для тейид предполагается происхождение на территории, объединяющей Центральную Азию, Северную и Южную Америку. Однако эти связи другие группы ящериц не использовали.

Несмотря на привлечение максимально возможного на тот момент спектра палеонтологических данных, базовая гипотеза распространения ящериц – не более, чем допущение, требующее собственных доказательств. Кроме того, в своих реконструкциях Р. Эстес, как и многие другие авторы, спекулятивно объясняет расширение и ограничение ареалов тех или иных семейств с помощью гипотетических мостов (или преодолением морских преград с помощью плотов) и внутриконтинентальных барьеров. Широкое использование подобных приёмов противоречит свойству интразональности ящериц и снижает ценность анализа.

Палеонтолог С. Эванс (Evans, 2003) считает преждевременными любые реконструкции раннего распространения ящериц из-за недостатка данных, но сочувственно отзывается о гондванской гипотезе происхождения игуаноморф, развитие которой, по её выражению, “сдерживается новой информацией” (под ней подразумеваются находки меловых форм в Центральной Азии). Это, по, видимо, ироническому замечанию того же автора, говорит больше “ …о широком географическом распространении палеонтологов, чем ящериц”.

Рис. 159. Географическое происхождение и направления распространения основных групп игуаний в интерпретации Р. Эстеса (Estes, 1983b; фиг. 4 и 5).

Примечательна реконструкция происхождения ящериц и “игуан” в триасе с включением в зону их первичного ареала, кроме Гондваны, Европы (Rossmann, 2001). Как предполагается, именно на этой территории произошла радиация одного европейского автохтона. В качестве такового названы “василиски”, или Corytophanidae (ошибочное определение палеогеновых игуаноморф, представленных другими группами). Позднее, в течение кайнозоя, последние, предположительно, заселили Северную, а затем Центральную Америку. Несмотря на представленность игуаноморф в мелу Центральной Азии, освоение ими этой территории признаётся вторичным, поскольку оно проходило через Северную Америку или даже Европу. Данный сценарий, как и у Р. Эстеса, построен на цепочке допущений, весь возможный спектр которых не поднимается.

6.3. Место Центральной Азии в зоогеографической истории мезозоя

6.3.1. Центральная Азия и Берингия. Понятие Центральной Азии возникло исторически как географическая часть Азии, удаленная от океанов, огражденная высокими хребтами и характеризующаяся господством пустынных ландшафтов. Центральная Азия как историческое и экономико-географическое пространство включает Монголию, Внутреннюю Монголию и ряд примыкающих к ней районов северо-восточного Китая, Афганистан, северную часть Индии и Пакистан, районы азиатской России южнее таёжной зоны, Казахстан, Узбекистан, Кыргыстан, Туркменистан и Таджикистан. В палеонтологии и палеогеографии Центральная Азия принимается как изолированная в прошлом территория (древний континент) – центр происхождения многих ископаемых групп позвоночных, примерно совпадающий с её определением в экономико-географическом представлении. Предполагается постоянная или периодическая фаунистическая связь Центральной Азии с её северо-восточной и юго-восточной частями.

Среди крупных регионов планеты палеозоогеографическая роль Центральной Азии оценивалась не раз. В целом на сегодняшний момент сложилось два основных исходных представления: эта древняя территория обособилась от Европы морем и затем сформировала биогеографическую связь с Северной Америкой в позднем мелу через Берингию.

Интересно, что представление о начале изоляции внутренних районов Азии от Европы, несмотря на геологические данные, указывающие на нарастание трансгрессионных процессов в средней и поздней юре (Синицын, 1966), в зоогеографическую литературу проникло не сразу. В русскоязычных изданиях изоляция определялась мелом вообще (Флёров и др., 1974) или, более конкретно, ранним мелом (Каландадзе, Раутиан, 1983), или рубежом средней и поздней юры (Каландадзе, Раутиан, 1992; Kalandadze, Rautian, 1997). В западных источниках на среднеюрскую изоляцию Центральной Азии одним из первых указал Д. Расселл (Russell, 1993).

В палеонтологической литературе азио-американская связь обычно датируется поздним мелом, что подтверждено данными по динозаврам. Вопросом остаётся её начало, длительность действия и наличие перерывов. В большинстве случаев принято считать, что соединяющий два континента мост, появившись, далее уже не прекращал своего действия.

Связь проходила через Северо-Восточную часть Азии, или “Берингию” (Берингида, Эоарктика). Название ввел в оборот П.П. Сушкин (1925), имея в виду территорию, функционировавшую и как биогеографический мост между Азией и Северной Америкой, и как самостоятельная территория. В последнем качестве Берингия включает область осушенных шельфов северных морей к востоку от Таймыра до устья р. Маккензи в Канаде, а на юге – нижние течения бассейнов рр. Яны, Индигирки, Колымы и также весь бассейн р. Анадырь.

По данным различных исследований, приведённых в сводке Ю.П. Кожевникова и Н.К. Железнова-Чукотского (1995), Северо-Восток Азии приобрёл облик, близкий к современному, в мелу. Это случилось в результате интенсивных орогенетических движений и отступления моря из долины Юкона, придавших Аляске современные очертания. Согласно другой теории, Анюйское море, располагавшееся западнее Центральной Берингии, исчезло вследствие встречного сдвигания Северо-Восточной Азии и Северной Америки в середине мелового периода. Столкновение привело к формированию горных систем на Северо-Востоке Азии, в том числе и Охотско-Чукотского вулканогенного пояса в аптском веке (его образование продолжалось в течение всего мела и палеогена). Начало мела для всей Арктической области ознаменовалось берриас-валанжинской трансгрессией. В апте море почти полностью покинуло пределы Берингии, а в альбском веке возникает сухопутная связь между Старым и Новым Светом.

6.3.2. Представления Д. Расселла. Конец 80-х гг. прошлого столетия ознаменован началом интенсивного роста интереса к палеонтологии мезозойских позвоночных, особенно к динозаврам, который усилился в последующие годы. В 1991 г. вышла в свет первая мировая сводка по динозаврам (Weishampel et al., 1990). В ней были показаны достижения предыдущих лет, подведены теоретические итоги и намечены направления будущих исследований. Начались новые международные экспедиции во внутренние районы Китая и Монголии с участием американских, японских и канадских исследовательских центров, принесшие большое количество новых материалов. Это спровоцировало обсуждение достоверности и принятых ранее палеогеографических схем.

Примером является уже упоминавшаяся выше работа Д. Расселла (Russell, 1993). Он справедливо счёл, что для палеогеографических реконструкций динозавры являются удачной группой, поскольку начало их эволюционной радиации совпадает с распадом Пангеи. Далее этот автор попытался исследовать порядок глобальных фаунистических связей в мезозое, заметив некоторые несоответствия сделанных в последние годы находок и традиционной картины разделения Пангеи на южные (Годвана) и северные (Лавразия) территории.

По Д. Расселлу (рис. 160), начальный распад Пангеи связан с изоляцией Центральной Азии, которая оформилась в средней юре. Таким образом, был заложен фундамент в представление о специфичности фауны динозавров этой территории. О ранней изоляции Центральной Азии свидетельствуют данные по завроподам азиатского семейства Mamenchisauridae, тероподам и стегозаврам, представленным эндемичными родами и группами. Здесь же теоретически могли произойти такие крупные группы динозавров как сегнозавры, овирапторозавры, троодонтиды, анкилозавриды, цератопсии и пахицефалозавры.

После изоляции Центральной Азии формируется юрско-меловая фаунистическая изоляция Северной Америки, а затем устанавливается позднемеловая связь этих двух территорий. В то же время Европа, видимо, играла роль фаунистического моста между всеми северными континентами и Гондваной через Африку. В конце раннего мела она соединяла Центральную Азию и Северную Америку наряду с Берингийским мостом. К позднему мелу Северная Америка распалась на западную и восточную части, из которых последняя сохранила связь с изолированной Европой. Распад Гондваны, по Расселу, начался только в позднем мелу путём обособления Индоафрики от остальной её части (Южная Америка, Антарктида и Австралазия) и формирования южной дуги континентов из Южной Америки, Антарктиды и Австралии.

В представленных выше построениях более всего сомнительны начало изоляции Центральной Азии до начала распада остальной части Пангеи и буферная роль меловой Европы. Противоречива также раннемеловая связь Центральной Азии с Северной Америкой и поздний распад Гондваны, который начался не с обособления Австралии от Антарктиды, а с изоляции Африки (с Индостаном) в позднем мелу. В целом недостатком работы является довольно слабый учёт данных об эндемизме динозавров в силу отсутствия достаточного количества данных. Не удивительно, что новые находки не согласуются с реконструированной последовательностью событий, отразившись на восприятии некоторых, возможно, справедливо сделанных наблюдений, например, о ранней зоогеографической изоляции Центральной Азии.

Реконструкции Д. Расселла показывают: для определения глобальных зоогеографических связей феномена распространения отдельной группы тетрапод недостаточно, поскольку преодолеть такой недостаток палеонтологической летописи, как её неполнота, не удаётся. За ним исчезают многие важные частные и общие события. Также работа обсуждаемого автора не открывает существенных закономерностей биогеографических процессов, которые имели место в мелу.

Рис. 160. Реконструкция биогеографических связей континентов в мезозое Д. Расселла (Russell, 1993; fig. 2–5): *а* – средняя юра (начало распада триасовой Пангеи), *б* – поздняя юра – ранний мел, *в* – ранний мел, *г* – поздний мел. Обозначения: Ав – Австралия, Ан – Антарктида, Аф – Африка, Ев – Европа, И – Индостан, СА – Северная Америка, ЦА – Центральная Азия, ЮА – Южная Америка.

6.3.3. Реконструкции зоогеографических связей крупных участков суши в мезозое и кайнозое Н.Н. Каландадзе и А.С. Раутиана. Место Центральной Азии в зоогеографической истории мезозоя среди других фаун крупных регионов Земли специально исследовали Н.Н. Каландадзе и А.Н. Раутиан, которые, ещё раньше, чем Д. Расселл, заметили преимущество современного момента в виде последних палеонтологических открытий на территориях Китая, Монголии, России и др. стран, а также обратили внимание на недостаточность традиционных реконструкций биогеографических связей крупных участков суши не только для мезозоя, но и для кайнозоя. Данное исследование вылилось в глобальный анализ фаунистических связей основных континентальных массивов, для чего использовались данные по распространению наземных (нелетающих и неплавающих) животных, главным образом, характерных для мезозоя пресмыкающихся. При этом авторами подчёркивалось, что историческая зоогеография является частью широко понимаемой филогенетики, а интерпретация географического распределения исследуемых таксонов базируется на ряде её фундаментальных положений (принципы монофилии, необратимости эволюции, монотипии и монохории в происхождении таксона).

В первой работе Н.Н. Каландадзе и А.С. Раутина (1983) показана специфическая роль Центральной Азии и её биогеографических связей в мезозое, что потребовало рассмотрения всех крупных фаун. Для данной территории отмечено участие в связях со всеми северными континентами. В итоге было установлено, что Центральная Азия в юре потеряла связь с Европой, а в позднем мелу установила её с Северной Америкой.

Представления о последовательности и времени протяжённости зоогеографических связей Центральной Азии и других территорий развивались и уточнялись позднее в рамках более широкой, по сути, глобальной картины (Каландадзе, Раутиан, 1991, 1992; Kalandadze, Rautian, 1997).

Важными методологическими приёмами работы являются попарное сравнение фаун, а также две методические операции: 1 – “проваливание” (связи попарно сравниваемых фаун по таксону, распространенному в прошлом, не рассматривались); 2 – “сведение” (из нескольких возможных связей выбиралась в качестве истинной наиболее мощная связь, а более слабые связи определялись как ложные, или вызванные связью сравниваемых фаун через посредство третьей или большего числа фаун).

В реконструкции зоогеографических связей крупных участков суши в мезозое и в кайнозое (рис. 161) позднетриасовый этап является базовым, поскольку именно он фиксирует наличие зоогеографической “Пангеи”. На предыдущей пермо-триасовой стадии наблюдалась фаунистическая обособленность Северной Америки и Западной Европы от остального фаунистического массива. Однако зоогеографическая ситуация позднего триаса

демонстрирует фаунистическую монотонность всех крупных территорий. Важными деталями зоогеографической картины этого времени являются непосредственная фаунистическая связь Европы и Индостана, связь Американских континентов с северной частью Африки и изоляция Азии от Индостана и Юго-Восточной Азии океаном Тетис, которые, в свою очередь, отделены от южного массива континентов уже довольно обширным Индийским океаном. Для понимания общей картины примечательно отсутствие консолидированной Пангеи и смещение, в отличие от предыдущего этапа, фаунистического “центра” разнообразия в район Северной Африки.

Рис. 161. Реконструкция зоогеографических связей крупных участков суши в мезозое и кайнозое Н.Н. Каландадзе и А.С. Раутиана (Kalandadze, Rautian, 1997; fig. 1).

Далее осуществляется новый этап фаунистических дифференцировок, достигший максимума в позднем мелу на фоне трансгрессионного максимума мезозоя, при котором произошла изоляция всех территорий. До этого на рубеже ранней и средней юры Пангея фактически распалась на южную (современные Южная Америка, Антарктида, Австралия) и северную (Африка, Европа, Индия, Северная Америка, Центральная Азия) части, с чем соотносится, например, становление Metatheria и Eutheria как доминантных групп млекопитающих южного и северного континентальных блоков, соответственно. Разделение Пангеи произошло путём утраты связи северных участков Африки и Южной Америки в средней юре. Это событие совпадает с кризисом разнообразия тетрапод. Именно после него стало оформляться разнообразие, характерное для второй половины мезозоя.

Дальнейший распад зоогеографической Гондваны, точнее её части, представляющей собой континентальную дугу из Южной Америки, Антарктиды и Австралии (Австралоамерия), свёлся фактически к изоляции Австралии и ее фауны сумчатых, что, видимо, произошло ещё в раннем мелу. Распад Афролавразии, которая представляет собой соединение классической Лавразии и Африки (их фаунистическая связь осуществлялась через посредство Северной Америки), проходил более сложно. По данным Н.Н. Каландадзе и А.С. Раутиана, он начался с изоляции Центральной Азии на рубеже средней и поздней юры или в течение поздней юры, а затем продолжился одновременным разъединением друг от друга Африки, Северной Америки и Европы.

В мелу важным событием картины зоогеографических связей является поочерёдный контакт Северной Америки с Южной Америкой и Центральной Азией. Связь Южной и Северной Америк завершилась перед началом азио-американской связи, т.е. в конце раннего мела. Первый межамериканский контакт совпадает с изоляцией Африки и Европы. В позднем мелу все континенты находились во взаимной изоляции, кроме Южной Америки и Антарктиды.

В палеогене устанавливается фаунистическая общность северных континентов. В позднем палеоцене формируется новый Берингийский мост, появление которого предваряется фаунистической связью Северной Америки с Европой и Африкой (последний континент только на рубеже раннего и среднего миоцена приобретает непосредственную связь с Азией, соединённой с раннего олигоцена с Европой). В эоцене (начиная со среднего) Азия испытывает фаунистическое влияние Южной Азии в виде Индостана и предположительно связанного с ним Индокитая, а в олигоцене – Европы, в связи с утратой изолирующей роли Тургайского пролива.

В конце миоцена формируется фаунистическая связь Северной и Южной Америк, что нарушило длительную обособленность фауны последнего континента и ознаменовало собой крупное зоогеографическое событие, получившее название "великий американский обмен" (Симпсон, 1983). В конце плиоцена, по данным обсуждаемого исследования, формируется кратковременная связь Австралии и Юго-Восточной Азии, впоследствии утраченная.

Таким образом, широкий подход и прочная методологическая основа позволили Н.Н. Каландадзе и А.С. Раутиану развернуть такую картину фаунистических связей, в которой непротиворечиво соединились данные по мезозою и кайнозою, а также отчётливо высветились место и роль Центральной Азии в зоогеографической истории многих групп нелетающих и неплавающих тетрапод.

6.3.4. Метод фаунистических групп. Реконструкция зоогеографических связей крупных участков суши была построена Н.Н. Каландадзе и А.С. Раутианом без учёта данных о распространении ящериц. Поэтому нами была сделана попытка проверить некоторые ключевые положения созданной ими картины с помощью данных о находках меловых и палеогеновых ящериц Монголии, которые фактически являются независимым источником сведений и способны доказать наличие ряда зоогеографических связей крупных участков суши в прошлом.

Особенно интересным оказался вопрос о фаунистических связях Северной Америки и Центральной Азии в мелу. Опубликованные результаты анализа (Алифанов, 1993б, 2000) показали отсутствие противоречий с реконструкциями работ предшествующих авторов. Методически проверка была осуществлена на основе принципа Уоллеса (эндемичные группы свидетельствуют о фаунистической изоляции территории их происхождение в прошлом).

В одной из работ (Алифанов, 2000) указанный анализ также предварялся упрощённым примером, который иллюстрирует метод. В нём рассматривался случай распространения двух одновременно существующих таксонов на трёх изолированных территориях: оба таксона представлены на двух соседних территориях, а на третьей территории – только один (рис. 162, *а*).

Если откинуть гипотезу о фаунистическом единстве всех территорий в прошлом и последующего вымирания одной из групп на одной территории после её отделения, то предлагаемая задача может быть решена при меньшем числе допущений. Объяснение вытекает из предположения разного территориального происхождения двух групп. Как следствие, это может означать попарную и неодновременную связь всех территорий. При этом первоначально соединялись территории 2 и 3, а затем – 2 и 1. В этом случае происхождение таксона I должно быть увязано с территорией 2 и (или) 3, а таксона II – с территорией 1 (рис. 162, *б, в*).

Задача может быть перенесена на анализ связей Северной Америки в мелу. Она позволяет, в частности, объяснить отсутствие азиатских по происхождению групп ящериц в Южной Америке и одновременное наличие американских групп в Центральной Азии. В состав группы I могут быть включены азиоамериканские по распространению семейства (например, Mongolochamopidae, Phrynosomatidae, Parasaniwidae и др.), а в составе группы II могут значиться семейства, которые представлены ископаемыми остатками (в мелу или палеогене) и (или) в современности в Южной Америке (например, Tupinambidae, Anguidae, Isodontosauridae).

Рис. 162. Определение области происхождения и распространения методом фаунистических групп: *а* – исходная задача распространения двух таксонов на трёх территориях; *б, в* – решение с определением последовательности связей территорий. Обозначения: 1–3 – территории, I, II – таксоны.

Нашим заключениям соответствовали также следующие формальные условия:

- контрастность попарно сравниваемых фаун в одном возрастном интервале оценивается как отсутствие фаунистической связи, которое далее можно интерпретировать в виде территориальной изоляции;

- отсутствие контрастности фаун оценивается как свидетельство фаунистической связи (обозначены линиями, соединяющими одноименные группы) и интерпретируется в качестве территориального единства;

- если на данной реконструкции имели место фаунистическая связь и фаунистический контраст, то приоритетна контрастность, а реконструкция фаунистической связи требует привлечения новых реконструкций до момента исчезновения противоречия.

Обсуждаемый метод был перенесён на анализ всей меловой ситуации (Алифанов, 2000) вместе с увеличением числа фаунистических групп, т.е. семейств объединяемых по, предположительно, общей фаунистической истории. Для Центральной Азии в целом удалось охарактеризовать наличие следующих групп: лавразийские дериваты, юрско-раннемеловые эндемики Центральной Азии, позднемеловые мигранты из Северной Америки, позднемеловые азио-американские дериваты, позднемеловые дериваты Центральной Азии, палеогеновые азио-американские дериваты, палеогеновые мигранты из Северной Америки, олигоценовые мигранты из Европы и космополиты. При использовании такой классификации и предлагаемых методических условий возникает возможность с помощью материалов по ископаемым ящерицам создать реконструкцию последовательностей зоогеографических связей Центральной Азии с прилегающими территориями (Европа и Северная Америка) от момента известной фаунистической консолидации в юре и до сходного состояния в палеогене (Алифанов, 2000, рис. 41).

Как уже говорилось, итоговая схема в целом не противоречит реконструкциям Н.Н. Каландадзе и А.С. Раутиана. Однако, вместе с тем, метод фаунистических групп не даёт возможности безусловно судить о тех или иных зоогеографических событиях и их возрасте точнее, чем это было сделано названными авторами. Скорее, он имеет перспективу проверки уже существующих гипотез.

6.4. Ящерицы и зоогеографическая история Центральной Азии

6.4.1. Гипотеза происхождения ящериц на северных континентах. По распространённой ныне точке зрения, ящерицы произошли на территории триасовой Пангеи. Однако конкретными данными эта гипотеза не подкрепляется. Иногда к ящерицам причисляют так называемых триасовых эолацертилий (Eolacertilia) или архаичных ринхоцефалий (Rhynchocephalia), представители которых, кроме ряда существенных отличий, строением деталей черепа и остального скелета внешне сходны с ящерицами.

Не устанавливаются прямые фаунистические связи по ящерицам между всеми южными континентами, поскольку эти связи могут быть охарактеризованы только по космополитам и через посредство северных территорий. Отсутствие автохтонных групп исключает Австралию из числа возможных центров диверсификации. Объяснения требует случай, касающийся широко распространённых на территории Австралии Pygopodidae, которые фактически являются её эндемиками (если не считать встречающийся на Новой Гвинее один вид). Однако последняя группа родственна космополитичным Gekkonidae s.l., имеющим очевидные центральноазиатские корни в раннем мелу.

В Южной Америке также нет семейств, для которых можно уверенно указать автохтонное докайнозойское происхождение. Три южноамериканских эндемика связаны родством с таксонами, которые в древности были распространены в Северной Америке: Teiidae s.str. с Tupinambidae (имели распространение в позднем мелу Северной Америки и Центральной Азии), Gymnophthalmidae с Lacertidae (характерны для Старого Света), Hoplocercidae с Priscagamia (таксон радиировал несколькими семействами в позднем мелу Центральной Азии). Те или иные группы игуаноморф нередко представлены, кроме Южной Америки, в палеогене Северной Америки и Европы, а некоторые из них (Corytophanoidea) отмечаются в виде их самых архаичных представителей в позднем мелу Центральной Азии.

Эти факты свидетельствуют в пользу того, что такие континенты как Южная Америка и Австралия, в первичном распространении ящериц не участвовали. Иначе выглядит история Африки. По данным Н.Н. Каландадзе и А.С. Раутиана (1992; Kalandadze, Rautian, 1997), этот континент зоогеографически был тесно связан с северными континентами.

По-видимому, активного формообразования на территории Австралии и Южной Америки не предпринимали не только ящерицы, но и другие группы сквамат, которые в летописи не известны древнее средней юры. В этом случае происхождение сквамат в целом также тяготеет к Афролаварзии.

Гипотеза происхождения ящериц на северных континентах может быть подкреплена фактами распространения их ископаемых семейств: Ardeosauridae, Dorsetisauridae, Bavarisauridae и Paramacellodidae. Последнее из них также обнаружено в поздней юре Африки. Данные только по этим группам указывают на возможность первичного распространения ящериц на территории среднеюрской Афролавразии (рис. 163, *а*).

Распад Афролавразии привёл, с нашей точки зрения, к формированию пяти центров диверсификации: Северная Америка, Евроиндия, Африка, Центральная Азия и Юго-Восточная Азия (рис. 163, *г*). Последние образовались не одновременно. Скорее всего, им предшествовали относительно кратковременные стадии разделения Афролавразии на западный (Евроафрика) и восточный (Палеоазия) блоки (рис. 163, *б*), которые успели стать территориями происхождения микроотрядов инфраотряда Lacertognatha: Lacertia и Gekkota соответственно.

Рис. 163. Афролавразия как область происхождения ящериц (*а*) и реконструкция последовательности её распада (*б, в*) с образованием пяти центров диверсификации группы (*г*). Обозначения: Аф – Африка, Ев – Европа, Ин – Индия, СА – Северная Америка, ЦА – Центральная Азия, ЮВА – Юго-Восточная Азия.

С реконструированной нами Афроамерией (рис. 163, *в*), образовавшейся в результате распада западной части Афролавразии, связано формирование диплоглоссопалатинарных хамелеоморф, которые при изоляции Северной Америки и Африки разделились на Priscagamia и Rhiptoglossa (Chamaeleonidae). Новые реконструкции (рис. 163, *б–в*) в целом дополняют данные Н.Н. Каландадзе и А.С. Раутиана (рис. 161).

Нами значение придаётся гипотезе об исходной фаунистической связи Индостана с Европой (Каландадзе, Раутиана, 1992; Kalandadze, Rautian, 1997), но не с Африкой, как традиционно предполагается (см. Briggs, 1989), или с Мадагаскаром, как иногда принимается (см. Russell, 1993; Rage, 2003). Исходя из новых данных, мы, в отличие от предшественников, допускаем, что непосредственная связь Индостана и Европы в юре не завершилась. На это указывают находки представителя семейства Priscagamidae в палеогене Индостана, куда группа могла проникнуть из Северной Америки через Европу (она также заселила в позднем мелу Центральную Азию). Следует сказать и о Юго-Восточной Азии, которая исходно имела связь не с Индостаном (что предполагалось Н.Н. Каландадзе и А.С. Раутианом), а с Центральной Азией (на это указывают данные по динозаврам).

6.4.2. Юго-Восточная Азия как центр диверсификации ящериц. С точки зрения кажущегося внезапного появления большой части позднемеловых семейств в Центральной Азии, возникает предположение о том, что они выходят на арену эволюции из центра диверсификации, который палеонтологическими данными почти не представлен. Этим центром, близким к центральноазиатскому, с нашей точки зрения, является Юго-Восточная Азия (юго-восточная часть Китая, Индокитай, Калимантан, Малакка, Сулавеси, Суматара, Филиппины, Ява). Вопрос о его значении в фауногенезе тетрапод приобрёл “материальную” основу с открытием в Таиланде динозавров семейства Psittacosauridae (P. sattayaraki: Buffetaut et Suteethom, 1992), широко распространённых в раннем мелу Центральной Азии. Однако и до этого Юго-Восточная и Центральная Азия нередко изображались единой территорией (Синицын, 1966). Новейшие данные допускают не только связь, но и изоляцию Юго-Восточной Азии в раннем мелу (Fernandez et al., 2015). Последняя предполагалась также местом происхождения цветковых (Тахтаджян, 1957, 1970).

Если Юго-Восточная Азия в древности представляла собой центр диверсификации ящериц, то, возможно, он имел оформление в виде микроконтинента, который в современности частично слился с Центральной Азией и Индостаном, а частично распался на серию островных систем. На судьбе Юго-Восточной Азии сказалась её связь с Австралией через Новую Гвинею. Забегая вперёд, отметим высокую активность Юго-Восточной Азии в происхождении таксонов ящериц по сравнению с Европой или Африкой. Нами предполагается, что в эволюции динозавров эта территория также сыграла важнейшую роль.

Данные по ящерицам свидетельствуют о зоогеографической близости Центральной и Юго-Восточной Азии, а также других северных континентов. Две территории тесно связаны по таксонам Xantusiomorpha и Gekkota, которые при их разделении дали филогенетически близкие дериваты: современные Dibamidae (Scincomorpha) и Pygopodidae (Gekkota) в Юго-Восточной Азии и родственные им соответственно ископаемые Hodzhakuliidae, Eoxantidae (Scincomorpha) и современные Gekkonidae s.l. (Gekkota) в Центральной Азии.

Весьма вероятно, что Юго-Восточная Азия – место происхождения ряда ископаемых и современных семейств, в частности, в составе такого примечательного таксона, как Platynota. Именно здесь сохранился считающийся реликтом безухий варан (Lanthanotus borneensis, Lanthanotidae). Предположение о дополнительном центре диверсификации ящериц позволяет объяснить географическое происхождение ряда известных в позднем мелу и палеогене Центральной Азии семейств, которые не имеют с последней территорией глубоких (раннемеловых) корней.

6.4.3. Волны миграций, фазы изоляций и периодичность зоогеографических связей Центральной Азии в мелу. В позднем мелу для ассоциаций ящериц отмечен сложный состав, который включает как эндемичные таксоны, так и группы, мигрировавшие сюда с других территорий. Разностороннее сравнение ископаемых ассоциаций ящериц Центральной Азии позволяет установить феномен неоднократного появления таксонов-мигрантов (аллохтонов) на фоне большого числа эндемичных групп, становление которых соответствует нескольким фазам изоляции. Часть последних берёт начало от местных предков (*автохтонные эндемики*), часть от предков-мигрантов (*аллохтонные эндемики*). К автохтонным эндемикам можно отнести ископаемые семейства Carusiidae, Slavoiidae и Paravaranidae, связанные близким родством с распространёнными на территории Центральной Азии в раннем мелу Ardeosauridae, Hodzhakuliidae и Bavarisauridae. Напомним также, что в качестве раннемеловых эндемиков на этом этапе сформировались современные Xenosauridae и Gekkonidae s.l., а также ископаемые Eoxantidae, Hodzhakuliidae и Temujiniidae.

Мигрантами и аллохтонными эндемиками в составе ископаемых ящериц Центральной Азии нами могут быть признаны те группы, корни которых не связаны с данной территорией в раннем мелу. Такой подход позволяет увидеть среди позднемелового разнообразия две группы мигрантов. Одна из них, как можно предположить, связана происхождением с Северной Америкой, а другая с какой-то другой территорией, видимо, с Юго-Восточной Азией. Критерием для определения первых является их связь в прошлом или в современности с Южной Америкой, а вторых – отсутствие таковой.

К числу североамериканских групп можно отнести следующие таксоны: Priscagamidae (семейство известно также в эоцене Индостана и родственно семейству Hoplocercidae, которое отмечается в Южной Америке, начиная с позднего мела), Polrussiidae (родственные ему группы широко представлены в современной фауне Южной и Северной Америки), Isodontosauridae (известны также в позднем мелу Бразилии), Anguidae и Tupinambidae (представлены в современной Южной Америке и в мелу Северной Америки). Для определения семейств ящериц в качестве американских мигрантов важна открытая Н.Н. Каландадзе и А.С. Раутианом и отмечавшаяся выше закономерность, указывающая на установление первой межамериканской фаунистической связи до начала азио-американской (рис. 161). Юго-восточно-азиатскими мигрантами можно признать ряд групп, которые, кроме Центральной Азии, также распространились в Северной Америке и частично в Европе: Polyglyphanodontia, Parasaniwidae, Mongolochamopidae, Saniwididae, Phrynosomatidae.

Анализ составов ассоциаций ископаемых ящериц Центральной Азии позволяет сделать несколько заключений.

Первое состоит в том, что распространение новых групп ящериц в позднем мелу Центральной Азии происходило тремя волнами. Среди североамериканских ящериц первую волну представляют Priscagamidae, вторую – Anguidae, Polrussiidae и Isodontosauridae, а третью – Tupinambidae. Им соответствуют разные группы юго-восточноазиатских платинот: Parasaniwidae (первая волна), Saniwididae (вторая) и, предположительно, Anniellidae (третья). Появление последних сопряжено с появлением ряда других групп ящериц: Macrocephalosauria и предков таксона Polyglyphanodontia (они сформировались в Центральной Азии в виде семейства Adamisauridae, а в Северной Америке – Polyglyphanodontidae). Кроме Центральной Азии, макроцефалозавры известны в позднем мелу Северной Америки и Европы (Mongolochamopidae). Таким образом, волны вселений в Центральную Азию проходили со стороны Северной Америки и Юго-Восточной Азии одновременно. Это второе заключение. В палеогене имела место ещё одна, четвёртая волна. Тогда в Центральной Азии появились североамериканские Glyptosauridae и, видимо, юго-восточноазиатские по происхождению Varanidae (Saniwa) и Uromastycidae. Третье заключение состоит в том, что между волнами расселения имели место фазы изоляции, сопровождавшиеся формированием эндемиков. Таких фаз для мела мы можем определить четыре (рис. 164), считая первой раннемеловую. Последнюю (четвёртую) фазу представляют две группы, которые в летописи мела не представлены, но характерны для позднего палеоцена.

Рис. 164. Чередование фаз эндемизма и волн миграций ящериц (показаны стрелками), приуроченных к границам разделов исторического развития тетрапод Центральной Азии.

Гипотеза волн расселения и фаз изоляции позволяет нам установить соответствие зоогеографических событий с обсуждёнными в главе IV этапами исторического развития тетрапод Центральной Азии. При этом “волны” миграций могут быть приурочены к границам трёх названных этапов, а сами эти этапы соответствуют фазам изоляции. Заметим, что наиболее продуктивным является джадохтско-барунгойотский этап (третья фаза изоляции), в течение которого сформировалось наибольшее число эндемичных семейств. Самыми скудными являются вторая и четвёртая фазы изоляции, совпадающие с биссектинско-баинширэинским и нэмэгэтинско-каканаутским этапами исторического развития наземных тетрапод Центральной Азии соответственно (рис. 164).

Данные, изображённые на рис. 164, могут быть преобразованы нами в серию реконструкций биогеографических связей Центральной Азии в позднем мелу, которые имеют важную особенность: троекратность воспроизведения (рис. 165). Поскольку формирование связей или их утрата, способствующих расселению и изоляции, как следует признать, обусловлены, чаще всего, появлением и исчезновением сухопутных мостов, то за этими событиями, видимо, стоят крупные и повторяемые геологические процессы, например, тектономагматические фазы (о них подробнее говорилось в начале), во время которых активизировались вулканические процессы, волновые поднятия – опускания суши и

океанического дна и колебания уровня океана. За ними следовали глобальные климатические изменения. Тектономагматическая активность определённо имела связь не только с фаунистической и биогеографической эволюцией позднемеловой биоты Центральной Азии, но всего остального мира.

6.4.4. Меловая связь Центральной Азии и Европы. Таковая предполагается через посредство Северной Америки. Принято считать (например, Russell, 1993, рис. 160, *г*), что связь Европы и Северной Америки имела место в позднем мелу, но после или одновременно с разделением последнего континента на западную и восточную части. При этом связь фаун Центральной Азии и Европы (через посредство Северной Америки) не определяется, хотя она напрашивается по результатам сравнения фаун наземных (неплавающих и нелетающих) тетрапод всех континентов.

Рис. 165. Периодичность зоогеографических связей Центральной Азии с Северной Америкой и Юго-Восточной Азией в мелу по данным распространения ящериц и реконструкция меловой Евроамерии. Обозначения: Е – Европа, СА – Северная Америка, ЦА – Центральная Азия, ЮА – Южная Америка, ЮВА – Юго-Восточная Азия; I–III – последовательность повторных непосредственных связей Центральной Азии.

Однако наличие обсуждаемой связи может быть установлено через анализ распространения ряда групп позднемеловых динозавров, в частности, дромеозаврид (Dromaeosauridae), утконосых ящеров (Hadrosaurinae) или альваресзавров (Alvarezsauria), представленных на всех трёх континентах. Такое распространение не противоречит последовательности связей Северной Америки сначала с Южной Америкой, а потом с Центральной Азией и Европой, если предположить, что эти таксоны произошли в раннем мелу на территории Северной Америки до начала действия первой межамериканской связи.

Интерес представляют также находки в Европе рогатых динозавров, известных в Центральной Азии групп, в частности, в кампане Швеции (Leptoceratopsidae gen. indet.: Lindgren et al., 2007) и сантоне Венгрии (Ajkaceratops kozmai, Bagaceratopidae: Ősi, 2010). При этом в Венгрии обнаружены остатки нескольких интересных с палеозоогеографической точки зрения форм: одна из них относится к характерным для Северной Америки Polyglyphanodontidae (Bicuspidon aff. hatzegiensis Makádi, 2006), а другая – к разнообразным в позднем мелу Центральной Азии Mongolochamopidae (Pelsochamops infrequens Makádi, 2013; паратип MTM PAL, № 2013.24.1). Примечательна также находка в маастрихте Румынии представителя семейства Tupinambidae (Barbatteius vremiri Venczel et Codrea, 2015). Эта группа отмечается как в современной Южной Америке, так и в позднем мелу Центральной Азии и Северной Америки.

Фаунистическая связь Европы с Центральной Азией в мелу через посредство Северной Америки реконструкциями Н.Н. Каландадзе и А.С. Раутиана не предусматривалась, но, с нашей точки зрения, может быть предложена с помощью гипотезы поочерёдных и кратковременных связей Северной Америки не только с Южной Америкой и Центральной Азией, но и с Европой. Последняя связь может быть реконструирована в интервале времени между первым и вторым Берингийскими мостами (рис. 165, *в*).

6.4.5. Ящерицы и фаунистические связи Центральной Азии в палеогене (рис. 166, 167). Как отмечалось в палеогене сформировалась четвёртая миграционная волна. Она начинается с консолидации Центральной Азии с Северной Америкой и Юго-Восточной Азией, отличаясь от предыдущих подключением к процессу Индостана и Европы на завершающих этапах этой консолидации.

Проблемы возникают при определении последовательности фаунистических связей Центральной Азии с Юго-Восточной Азией и Индостаном. От их разрешения зависит возможность реконструкции места происхождения ряда таксонов, которые доминировали на территории Центральной Азии в течение первой половины кайнозоя. Заметим, что, если в мелу Юго-Восточная Азия соединялась с Центральной Азией одновременно с Северной Америкой (рис. 165), то в начале кайнозоя такая синхронность вызывает сомнение.

Важно учесть, что в позднем палеоцене Монголии и Китая отмечаются только те группы, которые появились в Центральной Азии, видимо, ещё на стадии маастрихтской изоляции, хотя в летописи мела они представлены не все. Речь идёт о Parasaniwidae, Agamidae и Changjiangosauridae. Первая группа – это, предположительно, производное позднемеловой Юго-Восточной Азии, а две другие являются новыми для Центральной Азии. Обе они, как и Uromastycidae, несомненно, берут начало от общих и морфологически близких к Isodontosauridae предков, расселившихся ещё во время позднемеловой азио-американской фаунистической консолидации (предположительно, второй). Однако если последнее семейство имеет североамериканское происхождение, о чём свидетельствуют находки меловых представителей в Южной Америке, то другие пахиглоссы являются аллохтонными эндемиками Центральной (Agamidae и Changjiangosauridae) и Юго-Восточной (Uromastycidae) Азии. Их формирование, видимо, соответствует четвёртой (мел-палеогеновой) фазе изоляции.

Рис. 166. Фаунистические связи Центральной Азии с примыкающими к ней территориями по ящерицам и змеям после мел-палеогеновой изоляции (стрелками показаны направления фаунистических обменов; вопросом отмечено предположительное место распространения таксона).

Для Центральной Азии Varanidae (Saniwa) и Uromastycidae – новые группы. Они появляются в раннем эоцене. Объяснить это событие прохорезом из Северной Америки затруднительно, поскольку корни этих семейств, по всей вероятности, связаны с Азией, точнее с её юго-восточной частью. Последняя территория в качестве предковой для двух обсуждаемых групп кажется наиболее возможной, судя по отсутствию каких-либо данных по указанным семействам в мелу и в палеоцене Центральной Азии.

Рис. 167. Последовательность непосредственных и опосредованных фаунистических связей Центральной Азии в палеогене (использованы элементы реконструкций фаунистических связей Н.Н. Каландадзе и А.С. Раутиана (1992; Kalandadze, Rautian, 1997).

По Н.Н. Каландазе и А.С. Раутиану, окончательная фаунистическая связь Центральной Азии и Северной Америки оформилась в позднем палеоцене. Однако в данном случае её наличие не означает возможности миграции ящериц и пресмыкающихся в целом, поскольку для них Берингия выполняла роль зоогеографического моста только при достижении температурного максимума в раннем эоцене. В результате этой связи в Центральной Азии появляется такая североамериканская группа как Glyptosauridae, а в Северной Америке и Европе – азиатские Agamidae и Uromastycidae.

Эндемичные для Центральной Азии игуаноморфы семейства Arretosauridae – загадочный для этой территории элемент, особенно с учётом нашей гипотезы родства последней группы с мадагаскарскими Opluridae. Средний эоцен – время появления арретозаврид. Оно совпадает с распространением в Центральной Азии первых змей современного облика (Boidae, Anilidae; опр. автора), в том числе ужеобразных (Acrochordidae; опр. автора). Такой состав, как и поздняя экспансия этой группы в Азии, не позволяет предположить проникновение её в Центральную Азию из Северной Америки через Берингию. Трудно объяснить появление змей из Юго-Восточной Азии, поскольку связи последней с Центральной Азией в мелу к появлению этого фаунистического элемента не привели. Для ре-

конструкции географического происхождения арретозаврид и змей в Центральной Азии актуальна гипотеза связи последней территории с Индостаном (рис. 166, 167). При этом мы не исключаем того, что она сначала носила опосредованный характер и осуществлялась через Юго-Восточную Азию (это согласуется с появлением в раннем эоцене Индостана семейств Agamidae и Uromastycidae). Непосредственная связь Центральной Азии и Индостана в среднем эоцене объясняет внезапное появление в летописи азиатского континента арретозаврид и змей нескольких групп.

В олигоцене Центральной Азии появляются также Lacertidae. Представители этого семейства особенно характерны для палеогена Европы (Augé, 2005). Любопытен контраст по составу палеогеновых ящериц Центральной Азии с Северной Америкой и Европой. Он в частности проявляется по представленным на Мадагаскаре семействам Scincidae и Opluridae. Наличие контраста может быть объяснено непреодолимостью для этих и ряда других групп Берингии даже в температурный максимум раннего эоцена.

6.4.6. Фаунистические связи Центральной Азии в неогене. В неогене на территории Центральной Азии, утратившей признаки континента, впервые появляются Scincidae (Lygosominae). Это самое позднее вселение новой группы ящериц на территорию Центральной Азии, которое, видимо, прошло через Переднюю Азию, являвшуюся в неогене перемычкой для соединения нескольких ранее разобщённых морями регионов. Направление расселения из Африки, как кажется, маркирует также современный Varanus (Psammosaurus) griseus. Семейство Varanidae (Varanus sp.) зафиксировано в пограничных отложениях эоцена и олигоцена Африки (куда они проникли, видимо, вплавь). Непсаммозавровые вараниды, как и сцинки, проникли в Австралию. Процесс начался достаточно рано: в позднем олигоцене для сцинков и в миоцене для варанид. Для неогена Центральной Азии также характерны Agamidae типового семейства и Gekkonidae s.l. Последняя группа освоила внутренние районы Азии вторично после перерыва в палеогене.

6.5. Географическое происхождение и распространение Iguanomorpha

6.5.1. Гипотеза распространения Iguanomorpha на северных континентах. Ключевой эпизод гондванской гипотезы происхождения игуаноморф – заселение ими Северной Америки из Южной Америки. Р. Эстесом (Estes, 1983b) он решается применением гипотезы переправы через межамериканский пролив на растительных плотах. Однако находки из мела Монголии и Китая ставят под сомнение и способ преодоления пролива, и всю гондванскую гипотезу. Судя по ископаемым данным, в течение мела в Центральную Азию проникло два семейства. Ещё одно – Temujiniidae – оказалось эндемичной для данной территории группой. Последний факт указывает на возможность первоначального распространения “игуан” на северном блоке континентов до его распада.

Заметим также, что достоверных домиоценовых игуаноморф в Южной Америке не обнаружено. Например, известная по фрагменту левой верхнечелюстной кости с несимметрично трехвершинными зубами из верхнего мела Бразилии Brasiliguana prudentis Nava et Martinelli, 2011 может относиться к сцинкоморфам семейства Globauridae. Не составляет исключения Pristiguana brasiliensis Estes et Price, 1973, принадлежащая хамелеоморфам семейства Hoplocercidae (Priscagamia), родственного позднемеловым центральноазиатским прискагам семейств Priscagamidae и Pleurodontagamidae. Скорее всего, эта группа проникла в Южную Америку по первому межамериканскому мосту в раннем мелу, реконструированному Н.Н. Каландадзе и А.С. Раутианом. Им же воспользовались ископаемые Isodontosauridae (Pachyglossa), судя по недавно описанному Gueragama sulamericana (Acrodonta fam. nov.: Simões et al. 2015) из позднего мела Бразилии. Как и прискагамы, изодонтозавриды известны из позднего мела Центральной Азии.

Присутствие агамо-хамелеонового ствола ящериц в позднем мелу Южной Америки объяснимо не тем, что игуании радиировали до распада Пангеи (Simões et al. 2015), а тем, что они проникли в Южную Америку из Северной Америки по первому межамериканскому мосту. В этом свете находка таксона Pachyglossa (Gueragama sulamericana Simões et al. 2015) в Бразилии надёжно свидетельствует только о ранней радиации агамо-хамелеонового ствола игуаний, в том числе на территории Северной Америки. В то же время отсутствие в позднем мелу Южной Америки несомненных игуаноморф – следствие первоначальной рассеянности центров диверсификации этой группы на северных континентах и поздней концентрации её семейств в Северной Америке. В таком случае заселение Южной Америки игуаноморфами могло произойти только в миоцене вместе с формированием Панамского моста, о чем свидетельствуют многочисленные находки соответствующего возраста (Daza et al., 2012a).

Находки игуаноморф в позднем мелу Монголии, Китая и Северной Америки ставят под сомнение гондванскую гипотезу их происхождения и, как отмечалось выше, допускают возможность первоначального распространения на северных континентах (Borsuk-Białynicka, Alifanov, 1991; Gao, Hou, 1995a, b; Gao, Norell, 2000). Прямо гондванскую гипотезу опровергают находки игуаноморф из раннего мела Центральной Азии, которая в течение поздней юры и большей части раннего мела Центральная Азия находилась в изоляции. Речь идёт о находках Temujiniidae gen. indet. в апт-альбе Монголии.

Для развития гипотезы происхождения игуаноморф на северных континентах, кроме указанных палеонтологических данных, не хватало ещё одного обстоятельства – адекватной реальному разнообразию классификации группы. Такая классификация нами разработана на основе данных строения височных дуг и нижней челюсти (см. главы II и III).

Напомним, что игуаноморф нам удаётся разделить на четыре надсемейства (рис. 38): Temujinioidea (†Temujiniidae), Phrynosomatoidea (Phrynosomatidae s.str., †Arretosauridae, Crotaphytidae, Opluridae и ряд неформальных групп), Corytophanoidea (Polrussiidae, Corytophanidae, Polychrotidae, Tropiduridae) и Iguanoidea (Iguanidae s.str., Anolidae, Leiocephalidae). Новая классификационная гипотеза построена с учётом параллельно возникающих в разных линиях игуаноморф сходств, которые, как мы предполагаем, могут быть обусловлены происхождением всех установленных надсемейств на разных территориях распавшейся Афролавразии (рис. 163, 168).

6.5.2. Территория происхождения и направления распространения Phrynosomatoidea (рис. 168, 169)**.** В происхождении Phrynosomatoidea и семейства Phrynosomatidae Юго-Восточная Азия сыграла ключевую роль, что нами (Алифанов, 2016б) предполагалось ранее по косвенным обстоятельствам. Ныне на это прямо указывает находка (экз. JZC Bu, № 1803) в альб-сеноманском янтаре Бирмы (Daza et al., 2016; фиг. 4, J-A, J-B), представляющая ящерицу с трехвершинными зубами. В первоописании для данной находки допускается связь с позднемеловым Leptochamops, который, как и все Tupinambidae (Teiumorpha), несёт двухвершинные зубы между коническими и несимметрично трехвершинными зубами. У бирманской ящерицы двухвершинных зубов нет, а трёхвершинность имеет характерную для игуаноморф симметричность. С нашей точки зрения, экз. JZC Bu, № 1803 принадлежит представителю семейства Phrynosomatidae s.str. Эта группа, следует вспомнить, достигла разнообразия в позднем мелу Центральной Азии.

Рис. 168. Последовательность распада Афролавразии (*а–в*) и возникновение четырёх центров диверсификации игуаноморф (*в*). Обозначения: Аф – Африка, Ев – Европа, Ин – Индостан, СА – Северная Америка, ЦА – Центральная Азия, ЮВА – Юго-Восточная Азия; C – Corytophanoidea, I – Iguanoidea, IG – Iguanomorpha; P – Phrynosomatoidea, T – Temujiniidae.

Рис. 169. Реконструкция географического распространения семейств надсемейства Phrynosomatoidea (Iguanomorpha).

Гипотеза происхождения Phrynosomatidae s.str. в Юго-Восточной Азии подсказывает, что данная территория может являться исходной для предков других фриносоматоидных семейств: Arretosauridae, Crotaphytidae и Opluridae. Однако время и место происхождения самих этих групп, как мы предполагаем, связаны уже с поздним мелом и с другими территориями. Палеонтологически последние семейства отмечены в палеогене нескольких регионов: Северной Америки (Crotaphytidae: Crotaphytus? oligocenicus Holman, 1972; нижний олигоцен; Opluridae: Parasauromalus olseni Gilmore, 1928; ранний-поздний эоцен; Acipion formosum Cope, 1873; средний олигоцен), Европы (Crotaphytidae: Pseudolacerta mucronata Filhol, 1877; средний–поздний эоцен) и Центральной Азии (Arretosauridae).

Происхождение продвинутых фриносоматоидей, видимо, было обусловлено кратковременными взаимосвязями трёх северных континентов в позднемеловое время. Мы предполагаем, что ключевую роль в этом отношении сыграли консолидация Евроамерии в позднем мелу (рис. 169, *б*). Благодаря этому в сантоне Венгрии фиксируются, как отмечалось выше, разнообразные в Центральной Азии Mongolochamopidae (к семейству мы относим Pelsochamops infrequens Makádi, 2013) и характерные для Северной Америки Polyglyphanodontidae (Bicuspidon aff. hatzegiensis Makádi, 2006). Обе группы, видимо, как и фриносоматоиды, имели корни в Юго-Восточной Азии. При распаде меловой Евроамерии сформировались, следует предположить, Crotaphytidae в Северной Америке и предки Opluridae и Arretosauridae в Евроиндии. Дивергенцию двух последних семейств можно увязать с фаунистическим разделением Евроиндии (рис. 169, *в, г*) на северо-западную (Европа) и юго-восточную части (Индостан).

Проникновение Opluridae на Мадагаскар в рамках наших филогенетических построений может быть объяснено фаунистической консолидацией этого острова с Африкой, которая, в свою очередь, соединилась зоогеографически с Европой и Северной Америкой в начале палеогена. С нашей точки зрения, именно тогда имел место облегченный доступ на остров фаунистических элементов из других регионов. До этого из Африки на Мадагаскар прошли динозавры нескольких групп, находки которых последних имеют маастрихтский возраст, что означает начало связи Мадагаскара и Африки ещё в докайнозойское время (рис. 169, *г, д*). Отсутствие на острове азиатских групп означает также утрату его изоляции до начала азиоамериканской связи на рубеже палеоцена и эоцена.

Формирование семейства Arretosauridae, не известного за пределами Центральной Азии, могло произойти на территории изолированного в позднем мелу Индостана (рис. 169, *г, д*), откуда оно проникло в Центральную Азию. По факту это случилось в среднем эоцене (рис. 169, *з*), хотя ранее Индостан и Центральная Азия могли поддерживать опосредованную фаунистическую связь через Юго-Восточную Азию (рис. 169, *ж*), судя по находкам на полуострове Agamidae и Uromastycidae.

6.5.3. Территория происхождения и направления распространения Corytophanoidea (рис. 170)**.** Палеонтологически эта группа проявляет себя в позднем мелу Центральной Азии (рис. 170, *в*), судя по находкам Polrussiidae в кампанских отложениях Монголии (Polrussia Borsuk-Bialynicka et Alifanov, 1991) и Китая (Xihaina Gao et Hou, 1995). Самое продвинутое в составе надсемейства семейство Tropiduridae представлено в Южной Америке и на Галапагосских островах, фаунистическая связь которых друг с другом имеет только предположительный характер. В современной Южной и Центральной Америке распространено другое семейство Corytophanoidea – Polychrotidae.

По нашим данным, представленные на Мадагаскаре виды рода Chalarodon обладают специфическим строением нижней челюсти, которое свойственно семейству Polychrotidae (рис. 37, *б*), а не Opluridae. Это новый и довольно важный с зоогеографической точки зрения факт, который позволяет детализировать возможные фаунистические связи Мадагаскара в прошлом.

Древнейшие ископаемые коритофаноиды происходят из палеогена Европы, где они принадлежат семейству Polychrotidae (Cadurciguana hoffstetteri Auge, 1987). В Северной Америке последняя группа достоверно не представлена даже в неогене. Данные об ископаемых Tropiduridae в Европе и Северной Америке отсутствуют.

Рис. 170. Реконструкция географического распространения семейств надсемейства Corytophanoidea (Iguanomorpha).

Изложенные выше факты допускают проникновение полихротид на Мадагаскар (как и фриносоматоидных Opluridae) с территории Европы (через Африку), где они, видимо, сформировались после распада Евроамерии и Евроиндии (рис. 170, *г*). Родственные полихротидам Tropiduridae, предположительно, берут начало в палеогеновой Северной Америке (рис. 170, *е*). Время происхождения Corytophanidae – палеоген, возможно, средний эоцен (рис. 170, *з*).

6.5.4. Территория происхождения и направления распространения Iguanoidea. Для игуаноидей в качестве области происхождения может быть предложена Евроиндия (рис. 171, *а*). В течение меловой изоляции на данной территории сформировалось типовое семейство, тогда как его продвинутые семейства (Anolidae и Leiolepididae), по-видимому, произошли от проникших в Северную Америку предков в палеогене. Судя по всему, игуаноиды вошли в фазу активной радиации после завершения этого процесса у фриносоматоидей. Первая волна расселения игуаноидей имела место только в палеогене (171, *в*). Если так, то Anolidae и Leiolepididae (как некоторые семейства из других надсемейств) являются наиболее поздними по происхождению семействами ящериц (рис. 171, *е*). В миоцене игуаноиды распространяются в Южную Америку с территории Северной Америки.

С точки зрения результатов нашего анализа, вполне объяснимой является исключительно сложная и нерешённая окончательно проблема заселения игуаноморфами удалённых в океане островов архипелагов Фиджи и Тонга. Это одна из самых старых зоогеографических загадок, о чём упоминалось выше. На указанных архипелагах представлен современный и эндемичный род Brachylophus (Iguanidae s.str.). Последний, как также уже отмечалось, – не продвинутый, а архаичный представитель игуанид (Avery, Tanner, 1971; de Queiroz, 1987). С этим можно согласиться, судя, например, по W-образному контуру соединения рострального края лобных и окципитального края носовых костей, относительно крупным сошникам, глубокой вырезке между нёбными костями и трёхвершинным челюстным зубам.

Кроме предполагавшихся гипотез проникновения игуанид на Фиджи и Тонга с помощью растительных плотов (например, с территории Южной Америки или Австралии, или по суше с территории Северной Америки через Центральную Азию), возможно еще одно предположение. В литературе оно ранее не предлагалось из-за исключительно спорных представлений о фаунистических связях Индостана в докайнозойское время (см. выше). С нашей точки зрения, главной из них была связь с Европой, которая, видимо, существовала в течение большей части мела, если вспомнить о находке в палеогене Индостана такой позднемеловой по возрасту и североамериканской по происхождению группы, как Priscagamidae.

Рис. 171. Реконструкция географического распространения семейств надсемейства Iguanoidea (Iguanomorpha).

По нашим представлениям, на удалённые в море архипелаги Фиджи и Тонга Iguanidae s.l. могли пройти из Евроиндии, а точнее из изолированной в позднейшем мелу её части – Индостана. Колонизация, вероятнее всего, происходила через Юго-Восточную Азию (рис. 171, *г*). Указанное направление сочетается с нашей гипотезой о происхождении игуаноидей в Евроиндии в течение позднего мела. Единство Европы и Индостана в рамках юрской Афролавразии, напомним еще раз, было реконструировано ранее Н.Н. Каландадзе и А.С. Раутианом (1992; Kalandadze, Rautian, 1997).

Подводя общий итог подраздела, подчеркнём, что предки всех игуаноморф распространились на территории Афролавразии. Распад последней привел к формированию нескольких географических центров диверсификации ящериц, каждый из которых, кроме Африки, оказался связан и с формированием разных надсемейств игуаноморф.

Если происхождение ископаемых Temujiniidae удаётся связать с Центральной Азией, то современные надсемейства игуаноморф сформировались за пределами этой территории: в Юго-Восточной Азии (Phrynosomatoidea), в Северной Америке (Corytophanoidea) и в Евроиндии (Iguanoidea). Северная Америка, которая выступает первичным центром диверсификации для ряда надсемейств, предстаёт также вторичным центром происхождения серии современных семейств, предки которых прибыли сюда с других территорий, например, из Юго-Восточной Азии (через Центральную Азию) и Европы (непосредственно). Центральная Азия сыграла важную роль в географическом распространении игуаноморф современного типа: она, кроме транзитной функции при расселении предков продвинутых Phrynosomatoidea (т.е. Crotaphytidae, Arretosauridae, Opluridae) из Юго-Восточной Азии в Северную Америку и далее в Европу, стала местом формирования родо-видового разнообразия юго-восточноазиатских по происхождению Phrynosomatidae, а также североамериканских Polrussiidae (в позднем мелу) и индийских Arretosauridae (в палеогене).

6.6. Географическое происхождение и распространение неигуаноморфных ящериц

Гипотеза происхождения ящериц в целом и игуаноморф, в частности, на северных континентах позволяет также перейти к реконструкциям распространения ящериц других групп на основе картины фаунистических связей крупных участков суши в мелу и палеогене, реконструированной Н.Н. Каландадзе и А.С. Раутианом, с учётом сделанных нами уточняющих реконструкций.

I g u a n o t a. Центральным в этом инфраотряде является таксон Iguanomorpha (Iguanidae s.l.), проблема географического происхождения и распространения которого была подробно обсуждена в представленном выше разделе. Поэтому речь дальше пойдёт о других его подгруппах: Mosasauria и Teiumorpha.

В микроотряде Mosasauria центральной группой являются космополитные в позднем мелу морские ящерицы семейства Mosasauridae. Для его представителей в качестве первичного ареала можно реконструировать побережье западной части Тетиса, окружённого Европой (Евроиндией), Северной Америкой и Африкой. Здесь, видимо, также прошла радиация раннемеловых Aigialosauridae. Однако распространение ещё более архаичных и более древних Dolichosauridae, несомненно, охватывало всю Лавразию (рис. 172, *а*), включая даже Азию. Присутствие этого семейства на территории Центральной Азии документируется двумя находками: в раннем мелу Японии (Kaganaias hakusanensis Evans et al., 2006; опред. автора) и в позднем мелу Казахстана (Dolichosauridae [gen.] indet.: Аверьянов, 2001).

История наземных Mosasauria ранее увязывалась с предполагаемыми предками, под которыми принимались “вараны”. Новое в тему вносит включение в состав микроотряда надсемейства Bavarisauroidea семейств Bavarisauridae и Paravaranidae (Алифанов, 2000). Первое имело распространение на северных территориях в поздней юре и в раннем мелу, а второе, видимо, обособилось в изолированной позднемеловой Центральной Азии (рис. 172, *б*). С Северной Америкой связано происхождение ещё одного семейства баваризавроидей – Huehuecuetzpallidae fam. nov. Его типовой род – Huehuecuetzpalli Reynoso, 1998 – происходит из раннего мела Мексики. Другой род семейства – Parviraptor Evans, 1994 – отмечен в юре и раннем мелу Европы и Северной Америки.

Рис. 172. Территории и время происхождения Mosasauruia (*а*) и семейств Bavarisauroidea (*б*). Обозначения и реконструкции континентальных связей как на рис. 163.

Ныне распространение макротейид (Teiumorpha), являющихся платинотопалатинарными игуанотами, охватывает Южную и часть Северной Америки. В мелу группа известна в Европе, Центральной Азии и Северной Америке, что не мешает установить её происхождение на последней территории. С Северной Америкой, в частности, исходно связаны Tupinambidae, тогда как специализированные по зубной системе Teiidae s.str. (Teius, Dicrodon) эндемичны для Южной Америки. Времени и месту появления макротейид соответствует меловая изоляция Северной Америки (рис. 172, *б).*

C h a m a e l e o m o r p h a. Как и остальные, этот инфраотряд сформировался на территории Афролавразии (рис. 173, *а*). Современные хамелеониды распространены в Африке, на Мадагаскаре, в Южной Европе, Индии и на Цейлоне. В ископаемом состоянии они обнаружены в миоцене Кении и Чехии. Можно согласиться с мнением Р. Эстеса (Estes, 1983b), что распространение хамелеонид шло в северном и восточном направлениях в течение неогена, а происхождение этой группы уходит в поздний мел Южной Африки, судя по присутствию на Мадагаскаре.

Новым в проблеме происхождения хамелеонов является наша реконструкция их филогенетической связи с прискагамами, представленными ископаемыми Priscagamidae, Gladidenagamidae fam. nov. и Pleurodontagamidae, а также с современным южноамерикан-

ским семейством Hoplocercidae. Обособление риптоглосс (хамелеонов) и прискагам могло произойти после разделения среднеюрской Афролавразии на части (рис. 163, *в*). Последняя группа получила распространение в позднем мелу Южной Америки, судя по находке Pristiguana Estes et Price, 1973. Фактически распространение Priscagamia напоминает распространение макротейид (Teiumorpha), означая возможность их происхождения только в Северной Америке (рис. 173, *б*), где группа, несмотря на это, не известна фактически, но реконструируются по её присутствию в Южной Америке и в Центральной Азии. Открытие Priscagamidae в раннем эоцене Индостана (Rana et al., 2013) объяснимо меловой связью этой территории с Северной Америкой через Европу (рис. 165, *б–г*).

Такая группа позднемеловых хамелеоморфных игуаний, как Macrocephalosauria, происходит в Юго-Восточной Азии. Отсюда Mongolochamopidae распространились на все северные континенты. Часть семейств макроцефалозавров сформировалась вторично в Центральной Азии (Gilmoreteiidae, Cherminsauridae и Pyramicephalosauridae).

Рис. 173. Территории и время происхождения инфраотряда Chamaeleomorpha (*а*) и его микроотрядов (*б*). Обозначения и реконструкции континентальных связей как на рис. 163. Стрелкой указано место происхождение Macrocephalosauria.

A g a m o g n a t h a. Для платинотопалатинарных полиглифанодонтий, как и для макроцефалозавров, предполагается происхождение в Юго-Восточной Азии (рис. 174, *б*), а затем распространение на остальных северных континентах. В Центральной Азии специализировались Adamisauridae, а в Северной Америке и Европе – Polyglyphanodontidae. В Северной Америке последняя группа появляется достаточно рано: в альб–сеномане (Nydam, Cifelli, 2002).

Корни диплоглоссопалатинарных агамогнат (Pachyglossa) уходят в Северную Америку (рис. 174, *б*). По факту эта группа проявляет себя в позднем мелу Южной Америки и Центральной Азии, судя по находкам семейства Isodontosauridae (в Южной Америке оно представлено Gueragama sulamericana Simões et al. 2015). От предков, проникших в Центральную и Юго-Восточную Азию из Северной Америки, сформировались Changjiangosauridae и Agamidae (известны с позднего палеоцена) и Uromastycidae (извест-

ны с раннего эоцена). Нами предполагается, что Changjiangosauridae и Agamidae происходят в Центральной Азии, а Uromastycidae – в Юго-Восточной Азии (появляются в летописи вместе с Varanidae, вероятно, сформировавшимися именно в Юго-Восточной Азии).

A n g u i m o r p h a. Диплоглоссопалатинарные ангвиморфы произошли на территории северных континентов, разделение которых привело к появлению Xenosauridae в раннем мелу Центральной Азии, Anguidae – в раннем мелу Северной Америки, а Glyptosauridae и Shinisauridae, видимо, в Евроиндии (рис. 175). Последние представлены в неогене Европы, палеогене Северной Америки и современной Юго-Восточной Азии. В позднем мелу Xenosauridae в Центральной Азии вымирают, но до этого (видимо, в сеномане) проникают в Северную Америку через Берингию. Детали распространения платинот понятны, если допустить их происхождение в Юго-Восточной Азии (рис. 175, *б*), где представлен такой эндемик, как безухий варан (Lanthanothus borneensis, Lanthanotidae). Видимо, предки родственных лантанотидам анниеллид также вышли из Юго-Восточной Азии, проникнув в Северную Америку через Центральную Азию. Helodermatidae, известные в Северной Америке с олигоцена, а в Европе – с эоцен-олигоцена (Eurheloderma), не исключено, имеют европейское происхождение, как и близкие к ним ископаемые Necrosauridae (отмечены в позднем мелу Северной Америки и в палеогене Европы). Ископаемое распространение двух групп пока не оставляет возможности сформировать окончательную точку зрения. Первыми из Юго-Восточной Азии распространились платиноты семейства Parasaniwidae (на рубеже раннего и позднего мела). С Юго-Восточной Азией, предположительно, связаны происхождением Saniwididae и Varanidae вымершего рода Saniwa. Род Varanus, скорее всего, вышел из Южной Азии. Это, предположительно, случилось в течение позднего эоцена.

В Центральной Азии берёт начало единственное семейство платинот – Cherminotidae. Оно приурочено к джадохтско-барунгойотскому интервалу позднего мела.

Рис. 174. Территории и время происхождения инфраотряда Agamognatha (*а*) и его микроотрядов (*б*). Обозначения и реконструкции континентальных связей как на рис. 163. Стрелкой указано место происхождение Polyglyphanodontia.

Рис. 175. Территории и время происхождения Anguimorpha (*а*), его микроотрядов и некоторых семейств (*б*). Обозначения и реконструкции континентальных связей как на рис. 163.

S c i n c o m o r p h a. Микроотряд Xantusiomorpha имеет лавразийское происхождение (рис. 176). Xantusiidae, несомненно, возникли в юрско-раннемеловой Северной Америке, судя по Tepexisaurus tepexii Reynoso et Callison, 2000 из раннего мела Мексики. С Юго-Восточной Азией связаны происхождением Dibamidae. Отсюда они проникли в Северную Америку (видимо, в позднем мелу). На территории Центральной Азии дивергировали Slavoioidea: в раннем мелу Eoxantidae и Hodzhakuliidae, а в позднем мелу Slavoiidae.

В юре и в раннем мелу на северных континентах распространились ископаемые Leptoglossa в виде семейств Ardeosauridae и Globauridae (Ardeosauroidea). В Центральной Азии они доживают до конца “среднего” кампана, как и автохтонные ардеозавроиды – Carusiidae.

Для остеодермальных лептоглосс территорией происхождения, несомненно, является юрская Афролавразия, о чём свидетельствует широкое распространение Paramacellodidae. Распространение родственных парамацеллодидам современных поясохвостов (Cordylidae s.l.) в Африке и на Мадагаскаре указывает на их специализацию в течение меловой изоляции Африки. На Мадагаскаре семейство обнаружено в маастрихтских отложениях (Krause et al., 2003).

Рис. 176. Территории и время происхождения микроотрядов Scincomorpha и некоторых их семейств. Обозначения как на рис. 163.

Рис. 177. Территории и время происхож дения инфраотряда Lacertogntha (*а*), его микроотрядов (*б*) и семейств (*в*). Обозначения и реконструкции континентальных связей как на рис. 163.

В область первичного распространения сцинкоидных ящериц несомненно входила Африка, где специализировались Acontiidae. Сложнее установить территорию исходного распространения космополитного ныне семейства Scincidae. Отчасти это помогает сделать находка Chromatogenys tiliquoides Makády et Nydam, 2015 из сантона Венгрии, которую мы относим к Scincidae. Если так, то исходной территорией для последнего семейства следует признать позднемеловую Европу и, возможно, Евроиндию. Наличие несомненных сцинцид в позднем эоцене (Paracontogenys Schatzinger 1975) и среднем олигоцене (Eumeces) Северной Америки указывает на ранний палеоген, как на начало заселения последнего континента обсуждаемой группой. Тогда же произошло проникновение её на Мадагаскар (вместе с “игуанами”). Примечательным является факт отсутствия достоверных ископаемых сцинцид в палеогене Центральной Азии, что противоречит современному богатому разнообразию группы в Юго-Восточной Азии и Австралии. По-видимому, распространению Scincidae через Берингию препятствовали температурные условия этого северного моста. Не исключено вымирание данного семейства в Индостане и вторичное его проникновение на полуостров с территории Европы и (или) Африки (рис. 176, *б*).

L a c e r t o g n a t h a (рис. 177). Выше мы уже касались проблемы происхождения лацертогнат (см. раздел 6.4.1). При этом для геккот предполагалось происхождение на территории Палеоазии, распад которой на центральную и юго-восточную части привел и к разделению Gekkonidae и Pygopodidae соответственно. В результате чешуеноги (или их предки) проникли с территории Юго-Восточной Азии в Новую Гвинею и Австралию, видимо, ещё в конце палеогена или в неогене, когда Австралию заселяют “сцинки” и “вараны”. В мелу расселение гекконид из Азии шло через Северную Америку и Европу, а далее (в палеогене) – в Африку и на Мадагаскар.

Микроотряд Lacertia представлен южноамериканскими микротейидами (Gymnophthalmidae) и распространёнными в Старом Свете (Европа, Азия и Африка) Lacertidae. Отсутствие последней группы в Северной Америке указывает на вероятное происхождение лацертид в Евроиндии, а отсутствие на Мадагаскаре – на позднее начало их расселения. Территорией, связывающей Lacertidae и Gymnophthalmidae, может быть только Северная Америка, где эти семейства не известны ни в современном, ни в ископаемом виде. Отсутствие африканских Feyliniidae на Мадагаскаре формально допускает их более позднее происхождение, по сравнению с Acontiidae (Scincomorpha), другой африканской специализированно роющей группы ящериц. Возможно, также допустить вселение предков фейлиниид в Африку из Европы в палеогене.

6.7. Обобщающие тезисы

После фаунистического обособления от Европы в юре Центральная Азия находилась в фаунистической изоляции до конца раннего мела. Изоляция неоднократно нарушалась в позднем мелу формированием серии одновременных фаунистических связей этой территории с Северной Америкой и Юго-Восточной Азией. Последняя, четвёртая связь, имела место уже в палеогене. В палеогене Центральная Азия также устанавливает фаунистическую связь с Индостаном. Сначала она носила опосредованный характер через Юго-Восточную Азию в раннем эоцене, а в среднем эоцене стала непосредственной. В раннем олигоцене оформляется прямая фаунистическая связь Центральной Азии и Европы.

Первой юрско-раннемеловой фаунистической изоляции Центральной Азии предшествовала её связь с фаунами северных континентов и Африки в рамках палеоконтинента Афролавразии, на котором был распространен архаичный комплекс ящериц (Ardeosauridae, Bavarisauridae, Dorsetisauridae, Globauridae, Paramacellodidae, Dolichosauridae). Во второй половине раннего мела в Центральной Азии впервые оформилась группа автохтонных семейств (Eoxantidae, Hodzhakuliidae, Gekkonidae, Temujiniidae, Xenosauridae). В позднем мелу важную роль в формировании разнообразия ящериц Центральной Азии играли мигранты. В палеогене последние заметно превалируют.

В позднем мелу Центральная Азия продолжает выступать как активный центр происхождения. Число первично автохтонных семейств невелико (Slavoiidae, Carusiidae, Paravaranidae). Большинство групп возникло от проникших сюда с других территорий предков. К числу последних принадлежат сформировавшиеся в сеномане–сантоне Pleurodontagamidae и Gladidenagamidae fam. nov. В сантоне–кампане появляются Adamisauridae, Gilmoreteiidae, Cherminsauridae и Cherminotidae. В течение кампан–палеоценовой изоляции возникли Agamidae и Changjiangosauridae.

Всего на территории Центральной Азии нам удаётся реконструировать происхождение 16 семейств. Это самый большой показатель среди других известных центров диверсификации (рис. 178). Большая часть семейств ящериц проникает в Центральную Азию с соседних к ней территорий.

Первая азиоамериканская связь (альб–сеноман) привела к появлению в Центральной Азии Priscagamidae и предков семейств Pleurodontagamidae и Gladidenagamidae fam. nov. В течение второй такой связи (средний сантон) появляются семейства Anguidae, Polrussiidae и Isodontosauridae. Третья связь (поздний кампан) позволила распространиться здесь Tupinambidae. В раннем эоцене из Северной Америки в Центральную Азию проникли Glyptosauridae. Первой фаунистической связи Центральной и Юго-Восточной Азий (апт–альб), предположительно, соответствует распространение Parasaniwidae, Mongolochamopidae и Pyramicephalosauridae, а также предков Polyglyphanodontia и Gilmoreteioidea, второй (средний сантон) – Saniwididae, Phrynosomatidae, а четвёртой (ранний эоцен) – Varanidae (Saniwa) и Uromastycidae (для третьей связи группами расселения, возможно, были Dibamidae и Anniellidae). В среднем эоцене в Центральной Азии появляются Arretosauridae из Индостана, а в раннем олигоцене – Lacertidae из Европы.

В неогене из Южной Азии и (или) Африки через Переднюю Азию в Центральную Азию, ставшую частью Евразии, впервые проникают Scincidae.

Палеонтологическая летопись Центральной Азии раскрывает существование на её территории 38 семейств ящериц. Эта цифра составляет примерно половину от общего списка. Установленные семейства принадлежали практически всем макротаксонам ящериц, кроме Riptoglossa (собственно “хамелеоны”).

Рис. 178. Реконструкция географического происхождения ископаемых и современных семейств ящериц на территории Центральной Азии и сравнение её “продуктивности” (число семейств показано цифрами) с другими центрами диверсификации.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ И ВЫВОДЫ

В Центральной Азии ящерицы активно эволюционировали в течение мела и палеогена. Всего здесь удаётся отметить почти две трети семейств от числа известных. Из них часть, составляющая немного менее половины, связана происхождением с территорией Центральной Азией. Подъём разнообразия ящериц носил волнообразный характер (абсолютный максимум достигнут в середине кампана). В составе позднемеловых ассоциаций отмечаются как автохтонные, так и аллохтонные группы. В раннем мелу последние отсутствуют, а в палеогене преобладают. Современные черты состав ящериц в Центральной Азии приобрёл в неогене.

Общее заключение следует из ряда полученных частных выводов в рамках, сформулированных выше защищаемых положений:

1. Для классификации ящериц с использованием ископаемых данных важны детали строения височных дуг (для них удаётся выявить сцинкогеккономорный и игуаниевый типы), нёбного комплекса (в нём наиболее распространены диплоглоссо- и платинотопалатинарный типы), нижней челюсти (сцинкоморфный, лацерто-геккотовый, ангвиморфный, мозазавро-тейюморфный, игуаноморфный и агамо-хамелеоморфный типы), зубов, включая подтипы прикрепления (гипер-, эу- и субплевродонтный), и остеодерм (их отсутствие, развитие и форма). Специфической особенностью ящериц, в отличие от других групп сквамат, является амфикинетизм.

2. Разнообразию морфологических и палеонтологических данных адекватна морфотипологическая макроклассификация, в которой ящерицы представлены отрядом Lacertilia. Он может быть разделён на два подотряда, шесть инфраотрядов (Scincogekkonomorpha: Anguimorpha, Scincomorpha и Lacertognatha; Iguania: Iguanota, Chamaeleomorpha и Agamognatha) и 14 микроотрядов, включающих более 60 семейств. На территории Центральной Азии в течение мезозоя и палеогена было распространено 38 семейств.

3. Эволюция центрально-азиатских ящериц может быть представлена в виде трёх этапов разнообразия: юрско–раннемелового (доминирование Scincomorpha: Paramacellodidae в юре, Ardeosauridae в раннем мелу и Hodzhakuliidae в апт–альбе), позднемелового (Chamaeleomorpha: Priscagamidae, Mongolochamopidae и Gilmoreteiidae) и палеогенового (Agamognatha: Changjiangosauridae, Uromastycidae, Agamidae).

4. Семейственная и родо-видовая дивергенция ящериц на территории Центральной Азии активно проходила в периоды потепления климата. Подъёмы разнообразия совпадают с максимумами температур в апт–альбе, сантоне–кампане и палеогене. Максимальный спад разнообразия группы пришёлся на поздний кампан.

5. В позднем мелу у ящериц отмечается высокое разнообразие строения зубов, маркирующее расширение пищевого спектра. Кроме исходной насекомоядности, некоторые группы уклоняются в сторону растительноядности (Macrocephalosauria, Priscagamia) и питания мелкими позвоночными (Platynota). В палеогене среди ящериц процветали семейства (Pachyglossa), сформировавшие универсальный стригуще-режущий тип укуса.

6. Данные по распространению ископаемых ящериц в общих чертах соответствуют реконструкциям зоогеографических связей крупных участков суши от юры до конца палеогена, разработанным Н.Н. Каландадзе и А.С. Раутианом (1992; Kalandadze, Rautian, 1997). Указанные реконструкции могут быть дополнены в части последовательности распада зоогеографической Афролавразии в юре, повторности связей Центральной Азии с соседними территориями в позднем мелу и при реконструкции фаунистических связей Центральной Азии с Юго-Восточной Азией и Индостаном в палеогене.

7. Центральная Азия функционировала как самый активный центр диверсификации семейств ящериц. В число подобных центров входили также Юго-Восточная Азия, Северная Америка, Евроиндия и зоогеографически связанная с ними Африка. Центром происхождения ящериц в целом и всех инфраотрядов этой группы, включая Iguania, представляется среднеюрская Афролавразия.

8. К числу автохтонных семейств ящериц Центральной Азии относятся: Eoxantidae, Hodzhakuliidae, Gekkonidae s.l., Xenosauridae s.str., Temujiniidae, Carusiidae, Slavoiidae, Paravaranidae, Cherminotidae, Gladidenagamidae fam. nov., Pleurodontagamidae, Gilmoreteiidae, Cherminsauridae, Adamisauridae. Появление названных групп приурочено к фаунистическим изоляциям обсуждаемого палеоконтинента в течение раннего мела (пять семейств), сеномана–сантона (два семейства) и сантона–кампана (семь семейств). Происхождение ещё двух семейств (Agamidae и Changjiangosauridae), предположительно, связано с последней изоляцией Центральной Азии, оформившейся на рубеже мела и палеоцена.

9. Зоогеографические связи Центральной Азии в мезозое и раннем кайнозое с соседними центрами диверсификации привели к появлению на её территории мигрантов из Северной Америки (Priscagamidae, Tupinambidae, Polrussiidae, Isodontosauridae, Anguidae в позднем мелу; Glyptosauridae в палеогене) и Юго-Восточной Азии (Parasaniwidae, Saniwididae, Mongolochamopidae, Pyramicephalosauridae, Phrynosomatidae в позднем мелу и Uromastycidae, Varanidae: Saniwa в палеогене). Роль в становлении разнообразия ящериц Центральной Азии в палеогене сыграли также Индостан (Arretosauridae) и Европа (Lacertidae). Часть семейств (Paramacellodidae, Dorsetisauridae, Bavarisauridae, Ardeosauridae и Globauridae) меловая Центральная Азия унаследовала со времени её вхождения в состав юрской Афролавразии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аверьянов А.О. Первая находка долихозавра (Squamata, Dolichosauridae) в Центральной Азии // Палеонтол. журн. 2001. № 5. С.75–77.

Аверьянов А.О., Алифанов В.Р. Новое в изучении остатков утконосых динозавров (Ornithischia, Hadrosauridae) из верхнемеловых отложений Таджикистана // Палеонтол. журн. 2012. № 5. С. 67–73.

Аверьянов А.О., Файнгерц А.В. Ящерицы раннего мела Западной Сибири / Вопросы герпетологии. Материалы первого съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского. Пущино–Москва, 2001. С. 6–8.

Аверьянов А.О., Фёдоров П.В. Раннемеловая ящерица из ходжиабатской свиты Ферганы (Кыргызстан) // Вестник СПбГУ. Сер. 7. 2004. Вып.1. С. 81–82.

Аверьянов А.О., Удовиченко Н.И. Возраст позвоночных местонахождения Андарак (Южная Фергана) // Стратиграфия, геол. корреляция. 1993. Т. 1. № 3. С. 139–142.

Алексеев А.С., Дмитриев В.Ю., Пономаренко А.Г. Эволюция таксономического разнообразия // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. 2001. Вып.5. М.: ГЕОС. 126 с.

Алифанов В.Р. Новые ящерицы (Lacertilia, Teiidae) из верхнего мела Монголии // Ископаемые рептилии и птицы Монголии / Отв. ред. Е.Н. Курочкин. М.: Наука, 1988. С. 90–100 (Тр. Совместн. Советско-Монгольской палеонтол. экспед. Вып. 34).

Алифанов В.Р. Древнейший геккон (Lacertilia, Gekkonidae) из нижнего мела Монголии // Палеонтол. журн. 1989а. № 1. С. 124–126.

Алифанов В.Р. Новые прискагамы (Lacertilia) из верхнего мела Монголии // Палеонтол. журн. 1989б. № 4. С. 73–87.

Алифанов В.Р. Древнейшие этапы эволюции ящериц на территории Монголии // Основные результаты исследований Совместной Советско-Монгольской палеонтологической экспедиции за 1969-1988 гг. (тезисы докладов). М.: Наука, 1989в. С. 15–16.

Алифанов В.Р. Ревизия Tinosaurus asiaticus Gilmore (Agamidae) // Палеонтол. журн. 1991. № 3. С. 115–119.

Алифанов В.Р. Новые ящерицы семейства Macrocephalosauridae (Sauria) из верхнего мела Монголии и критические замечания о системе Teiidae (sensu Estes, 1983) // Палеонтол. журн. 1993а. № 1. С. 57–74.

Алифанов В.Р. Ящерицы верхнего мела Монголии и проблема первого межамериканского контакта // Палеонтол. журн. 1993б. № 3. С. 79–85.

Алифанов В.Р. Ящерицы семейств Priscagamidae и Hoplocercidae (Sauria, Iguania): филогенетическое положение и новые представители из позднего мела Монголии // Палеонтол. журн. 1996. № 3. С. 100–118.

Алифанов В.Р. Макроцефалозавры и ранние этапы эволюции ящериц Монголии. М.: ГЕОС, 2000. 126 с. (Тр. ПИН. Т. 272).

Алифанов В.Р. Загадка происхождения черепах // Природа. 2001. № 8. С. 18–25.

Алифанов В.Р. Два новых динозавра инфраотряда Neoceratopsia (Ornithischia) из отложений верхнего мела Нэмэгэтинской котловины, Монголия // Палеонтол. журн. 2003. № 5. С. 77–88.

Алифанов В.Р. Parauromastyx gilmorei gen. et sp. nov. (Isodontosauridae, Iguania) – новая ящерица из позднего мела Монгольской Народной Республики // Палеонтол. журн. 2004а. № 2. С. 87–92.

Алифанов В.Р. В мире древних ящериц // В мире животных. 2004б. № 9. С. 2–9.

Алифанов В.Р. Удивительные рогатые динозавры // Природа. 2005. № 10. С. 58–69.

Алифанов В.Р. Ящерицы в эпоху динозавров // Природа. 2007. № 9. С. 47–58.

Алифанов В.Р. Миниатюрный рогатый динозавр Gobiceratops minutus gen. et sp. nov. (Bagaceratopidae, Neoceratopsia) из позднего мела Монголии // Палеонтол. журн. 2008. № 6. С. 49–60.

Алифанов В.Р. Палеонтология и ключевые проблемы изучения акродонтных ящериц // Международная конференция “Проблемы палеонтологии Центральной Азии” (к 40-летию Совместной Российско-Монгольской палеонтологической экспедиции). М.: ПИН РАН. 2009а. С. 12–15.

Алифанов В.Р. Новые акродонтные ящерицы (Lacertilia) из среднего эоцена Южной Монголии // Палеонтол. журн. 2009б. № 6. С. 68–77.

Алифанов В.Р. Ящерицы семейства Arretosauridae Gilmore, 1943 (Iguanomorpha, Iguania) из палеогена Монголии // Палеонтол. журн. 2012а. № 4. С. 80–87.

Алифанов В.Р. Отряд Lacertilia // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые рептилии и птицы. Часть 2 / Отв. ред. Е.Н. Курочкин, А.В. Лопатин. Справочник для палеонтологов, биологов и геологов. М: ГЕОС, 2012б. С. 7–136.

Алифанов В.Р. Serpentes // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые рептилии и птицы. Часть 2 / Отв. ред. Е.Н. Курочкин, А.В. Лопатин. Справочник для палеонтологов, биологов и геологов. М: ГЕОС, 2012в. С. 137–152.

Алифанов В.Р. Надотряд Dinosauria // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые рептилии и птицы. Часть 2 / Отв. ред. Е.Н. Курочкин, А.В. Лопатин. Справочник для палеонтологов, биологов и геологов. М: ГЕОС, 2012г. С. 153–157.

Алифанов В.Р. Отряд Sauropoda // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые рептилии и птицы. Часть 2 / Отв. ред. Е.Н. Курочкин, А.В. Лопатин. Справочник для палеонтологов, биологов и геологов. М: ГЕОС, 2012д. С. 158–168.

Алифанов В.Р. Подотряд Theropoda // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые рептилии и птицы. Часть 2 / Отв. ред. Е.Н. Курочкин, А.В. Лопатин. Справочник для палеонтологов, биологов и геологов. М: ГЕОС, 2012е. С. 169–240.

Алифанов В.Р. Отряд Ornithischia // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые рептилии и птицы. Часть 2 / Отв. ред. Е.Н. Курочкин, А.В. Лопатин. Справочник для палеонтологов, биологов и геологов. М: ГЕОС, 2012ж. С. 241–308.

Алифанов В.Р. Инфраотряд Alvarezsauria // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые рептилии и птицы. Часть 2 / Отв. ред. Е.Н. Курочкин, А.В. Лопатин. Справочник для палеонтологов, биологов и геологов. М: ГЕОС, 2012з. С. 325–334.

Алифанов В.Р. Desertiguana gobiensis gen. et sp. nov. – ящерица (Phrynosomatidae, Iguanomorpha) из позднего мела Монголии // Палеонтол. журн. 2013. № 4. С. 65–73.

Алифанов В.Р. Этапы эволюции ящериц (Lacerilia) в юре и раннем мелу // Палеострат - 2014. Годичное собрание (научная конференция) секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества при РАН. Москва. 27 – 29 января 2014 г. Тезисы докладов. Ред. А.С. Алексеев. М.: ПИН РАН: Москва, 2014а. С. 5–7.

Алифанов В.Р. Ящерицы местонахождения Хобур // Палеонтология Центральной Азии и сопредельных регионов. Международная конференция к 45-летию Совместной Российско-Монгольской палеонтологической экспедиции (СРМПЭ). Сб. тезисов Международной конференции. М.: ПИН РАН, 2014б. С. 11–12.

Алифанов В.Р. Этапы эволюции динозавров в позднем мелу Азии // Меловая система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Материалы Седьмого Всероссийского совещания, 10-15 сентября 2014 г. г. Владивосток, о. Русский. / Ред. Е.Ю. Барабошкин и др. Владивосток: Дальнаука, 2014в. С. 23–26.

Алифанов В.Р. Современное разнообразие и распространение игуаноморфных ящериц (Iguanidae s.l.) в свете последних палеонтологических находок в Азии // Современные проблемы биологической эволюции: материалы II Международной конференции, 11-14 марта / Ред. Н.И. Трегуб, Т.М. Кабанова: ГДМ, 2014г. С. 333–335.

Алифанов В.Р. Палеонтология сцинкоморфных ящериц // Палеострат-2015. Годичное собрание (научная конференция) секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества при РАН. Москва 26–28 января 2015 г. Программа и тезисы докладов. Ред. А.С. Алексеев. М.: ПИН РАН, 2015. С. 9–10.

Алифанов В.Р. Ящерицы семейства Hodzhakuliidae (Scincomorpha) из местонахождения Хобур. // Палеонтол. журнал. 2016а. № 5. С. 73–82.

Алифанов В.Р. Гипотеза лавразийского происхождения игуаноморфных ящериц в свете новых данных палеонтологии // Вестник СПбГУ. Сер. 3. 2016б. Вып. 3. С. 9–13.

Алифанов В.Р. Ящерицы и зоогеографическая история Центральной Азии в мелу // Меловая система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии (2016). Сборник научных трудов / Ред. Е.Ю. Барабошкина. – Симферополь: Издательский Дом Черноморпресс, 2016в. С. 28–30.

Алифанов В.Р. Палеонтология и географическое происхождение "игуан" // Палеострат-2017. Годичное собрание (научная конференция) секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества при РАН. Москва, 28 января – 1 февраля 2017 г. Тезисы докладов. Ред. А.С. Алексеев. М.: ПИН РАН, 2017а. С. 3–4.

Алифанов В.Р. Варан: История современного дракона // Постнаука [электронный ресурс: интеренет-журнал “]. 2017б (9 марта), https://postnauka.ru/longreads/73471.

Алифанов В.Р. Подъём и спад разнообразия ящериц в меловое время / Меловая система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии: Материалы IX Всероссийского совещания 17–21 сентября 2018 г., НИУ “БелГУ” / Ред. Е.Ю. Барабошкин, Т.А. Липницкая, А.Ю. Гужиков. Белгород: Политерра, 2018а. С. 28–31.

Алифанов В.Р. Ящерицы семейства Temujiniidae (Iguanomorpha): находки из апт-альба Монголии, классификация и географическое происхождение // Палеонтол. журн. 2018б. № 6. С. 63–73.

Алифанов В.Р., Грабовский А.А. Гигантская морская ящерица со склона Золотого хребта на Чукотке // Природа. 2017. № 1. С. 43–47.

Алифанов В.Р., Ефимов М.Б., Новиков И.В. и др. Новый пситтакозавровый комплекс тетрапод из нижнемелового местонахождения Шестаково (Южная Сибирь) // Докл. акад. наук. 1999. Т. 369. № 4. С. 491–493.

Алифанов В.Р., Курочкин Е.Н. Зал V. Мезозой: динозавры и их современники // Палеонтологический музей им. Ю.А. Орлова / Отв. редактор А.В. Лопатин. М: ПИН РАН, 2012. С. 172–233.

Алифанов В.Р., Савельев С.В. Два новых птицетазовых динозавра (Hypsylophodontia, Ornithopoda) из поздней юры России // Палеонтол. журн. 2014. № 4. С. 72–82.

Алифанов В.Р., Савельев С.В. Древнейший орнитомимозавр (Theropoda, Dinosauria) с отпечатками покровов из верхней юры России // Палеонтол. журн. 2015. № 6. С. 71–85.

Алифанов В.Р., Савельев С.В. Юрские динозавры Забайкалья // Природа. 2016а. № 4. С. 35–44.

Алифанов В.Р., Савельев С.В. Юрские динозавры Забайкалья // Природа. 2016б. № 5. С. 39–48.

Ананьева Н.Б. Филогения и биогеография агамовых ящериц (Agamidae, Lacertilia, Reptilia): обзор концепций и результатов молекулярных и морфологических исследований // Успехи современ. биол. 2004. Т. 124. № 1. С. 44–57.

Ананьева Н.Б. Филогения и биогеография агамовых ящериц (Agamidae, Acrodonta, Lacertilia, Reptilia): обзор концепций и результатов исследований // Материалы III съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского / Ред. Н.Б. Ананьева и др. Вопросы герпетол. СПб: 2008. С. 16–24.

Ананьева Н.Б. Современное состояние проблем филогении игуаноморфных ящериц (Sauria, Reptilia) // Праці Українського герпетол. товариства. 2013. № 4. С. 4–9.

Ананьева Н.Б., Горелов Ю.К. О находке зубов плиоценовых ящериц в Бадхызе // Вопросы герпетол. 1981. Т. 5. С. 8–9.

Ананьева Н.Б., Орлов Н. Л. Строение и развитие яйцевых зубов чешуйчатых рептилий и некоторые аспекты их филогении // Труды ЗИН АН СССР. 1986. Т. 157. С. 34–41.

Архангельский А.Д. Верхнемеловые отложения Туркестана. Вып. 1. Верхнемеловые отложения Северо-Западных Кызылкумов и Ферганы // Тр. Геол. Ком. 1916. Нов. сер. Вып. 1. С. 1–98.

Ахметьев М.А. Климат земного шара в палеоцене и эоцене по данным палеоботаники. Глава 1 // Климат в эпохи крупных биосферных перестроек. / Гл. ред. М.А. Семихатов,

Н.М. Чумаков. М: Наука, 2004. С. 8–47 (Тр. ГИН РАН. Вып. 550).

Бадамгарав Д., Решетов В.Ю. Палеонтология и стратиграфия палеогена Заалтайской Гоби. М.: Наука, 1985. 104 с. (Тр. Совм. Советско-Монгольской палеонтол. эксп. Вып. 25).

Банников А.Г., Даревский И.С., Денисов М.Н. и др. Жизнь животных. Т.4. Ч.2. Земноводные, пресмыкающиеся. Ред. А.Г. Банников. М.: Просвещение, 1969. 488 с.

Банников А.Г., Даревский И.С., Денисов М.Н. и др. Жизнь животных. Т.5. Земноводные, пресмыкающиеся. Изд. 2-е, переработанное. Ред. А.Г. Банников. М.: Просвещение, 1985. 399 с.

Барсболд Р. Хищные динозавры мела Монголии. М.: Наука, 1983. 120 с. (Тр. Совм. Советско-Монгольской палеонтол. экспед. Вып. 19).

Бахурина Н.Н. Раннемеловое местонахождение птерозавров Западной Монголии // Ископаемые рептилии Монголии. М.: Наука. 1983. С. 126–129 (Тр. Совм. Советско-Монгольской палеонтол. экспед. Вып. 24).

Беляева Е.И., Трофимов Б.А., Решетов В.Ю. Основные этапы эволюции млекопитающих в позднем мезозое–палеогене Центральной Азии // Фауна и биостратиграфия мезозоя и кайнозоя Монголии. М.: Наука, 1974. С. 19–45 (Тр. Совм. Советско-Монгольской палеонтол. экспед. Вып. 1).

Богданов Ю.А., Каплин П.А., Николаев С.Д. Происхождение и развитие океана. М.: Мысль,1978. 160 с.

Бугдаева Е.В., Маркевич В.С., Сорокин А.П. и др. Глава 2. Стратиграфия // Флора и динозавры на границе мела и палеогена Зейско-Буреинского бассейна / Отв. ред. Бугдаева Е.В. Владивосток: Дальнаука, 2001. С. 25–43.

Вахрамеев В.А. Юрские и меловые флоры и климаты Земли. М.: Наука, 1988. 214 с.

Верещагин В.Н. Меловая система Дальнего Востока. Труды Всесоюз. науч.-исслед. геол. ин-та. Л.: Недра, 1977. Нов. сер. Т. 242. 208 с.

Воробьева Э.И. Морфология и особенности эволюции кистеперых рыб. М.: Наука, 1977. 240 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 163).

Воробьёва Э.И., Чугунова Т.Ю. Зубная система ящериц: Таксономическое и экологическое разнообразие. М.: Наука. 1995. 152 с.

Геккер Р.Ф. Осипова А.И., Бельская Т.Н. Ферганский залив палеогенового моря Средней Азии. М.: Изд-во АН СССР. 1962. Кн. 1. 335 с.

Геккер Р.Ф. Осипова А.И., Бельская Т.Н. Ферганский залив палеогенового моря Средней Азии. М.: Изд-во АН СССР. 1962. Кн. 2. 332 с.

Геологические и биотические события позднего эоцена – раннего олигоцена на территории бывшего СССР. Ч. 1. Региональная геология верхнего эоцена и нижнего олигоцена / Отв. ред. В.А. Крашенинников, М.А. Ахметьев. М.: ГЕОС, 1996. 314 с. (Тр. ГИН. Вып. 489).

Геологические и биотические события позднего эоцена-раннего олигоцена на территории бывшего СССР. Ч. 2. Геологические и биотические события / Отв. ред. В.А. Крашенинников, М.А. Ахметьев. М.: ГЕОС, 1998. 250 с. (Тр. ГИН. Вып. 507).

Гептнер В.Г. Общая зоогеография. М.: Биомедгиз, 1936. 548 с.

Головнёва Л.Б. Эволюция флоры мелового периода на северо-востоке России // Палеонтол. журн. 1998. № 6. С. 87–95.

Даревский И.С., Чумаков И.С. Новый плейстоценовый вид ящериц Ablepharus из рудного Алтая // Палеонтол. журн. 1962. № 1. С. 127–130.

Дарлингтон Ф. Зоогеография. М: Прогресс, 1966. 520 с.

Девяткин Е.В. Кайнозой внутренней Азии (стратиграфия, геохронология, корреляции). М.: Наука, 1981. 196 с. (Тр. Совм. Совестко-Монгольской научно-исследов. экспед. Вып. 27).

Девяткин Е.В. Магнитостратиграфическая схема кайнозоя Монголии // Стратиграфия, геологическая корреляция. 1994. Т. 2. № 2. С. 35–45.

Дмитриев В.Ю., Жерихин В.В. Изменения разнообразия насекомых по данным метода накопленных появлений // Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых / Ред. А.Г. Пономаренко. М.: Наука. 1988. С. 208–215.

Дмитриева Е.Л., Несмеянов С.А. Млекопиатающие и стратиграфия континентальных третичных отложений Юго-Востока Средней Азии. 1982. 110 с. (Тр. Палеонтол. инт-та АН СССР. Т. 193).

Дзержинский Ф.Я. Некоторые вопросы биомеханики челюстного аппарата птиц // Зоол. журн. 1966. Т. 46. № 9. С. 1436–1146.

Дзержинский Ф.Я. Биомеханический анализ челюстного аппарата птиц. М.: Изд-во МГУ, 1972. 156 с.

Ефремов И.А. Дорога ветров. М.: Государственное издательство географической литературы ОГИЗ, 1962. 366 с.

Жерихин В.В. Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов (трахейные и хелицеровые). М.: Наука, 1978. 198 с. (Тр. Палеонтол. инст. АН СССР. Т. 165).

Жерихин В.В., Раутиан А.С. Кризисы в биологической эволюции // Анатомия кризисов. Ред. В.М. Котлякова. М.: Наука, 1999. С. 29–48.

Захаров В.А. Климат Северо-Восточной Азии в мезозое (обзор) // Сборник памяти члена-корреспондента АН СССР, профессора Всеволода Андреевича Вахрамеева (к 90-летию со дня рождения) / Отв. ред. М.А. Ахметьев, А.Б. Герман, М.П. Долуденко и др. М.: ГЕОС, 2002. С. 262–267.

Зерова Г.А., Чхиквадзе В.М. Обзор кайнозойских ящериц и змей СССР // Изв. АН ГССР (серия биол.). 1984. Т. 10. № 5. С. 319–326.

Зонова Т.Д., Казинцова Л.И., Языкова Е.А. Атлас руководящих групп меловой фауны Сахалина. СПб.: Недра, 1993. 325 с.

Ивахненко М.Ф., Курзанов С.М. Геологическое строение и возраст местонахождений Удан-Сайр и Шара-Цав. М.: Наука, 1988. С. 100–105 (Тр. Совм. Советско-Монгольской палеонтол. экспед. Вып. 34).

Иорданский Н.Н. Кинетизм черепа ящериц. О функциональном значении кинетизма черепа // Зоол. журн. 1966. Т. 45. № 9. С. 1398–1410.

Иорданский Н.Н. К функциональному анализу черепа ящериц: особенности строения, связанные с кинетизмом // Зоол. журн. 1971. Т. 50. № 5. С. 724–733.

Иорданский Н.Н. Морфологические и функциональные особенности челюстного аппарата и кинетизм черепа у хамелеонов // Зоол. журн. 1973. Т. 52. № 6. С. 891–901.

Иорданский Н.Н. Морфофункциональный анализ челюстного аппарата амфисбен и проблема их происхождения // Зоол. журн. 1984. Т. 63. № 10. С. 1516–1528.

Иорданский Н.Н. Челюстной аппарат и проблема родственных связей Dibamidae и Pygopodidae (Reptilia, Squamata) // Зоол. журн. 1985. Т. 64. № 12. С. 1835–1848.

Иорданский Н.Н. Морфофункциональные особенности челюстного аппарата игуанид и эволюция кинетизма черепа у ящериц // Зоол. журн. 1987. Т. 66. № 1. С. 85–97.

Иорданский Н.Н. Эволюция комплексных адаптаций: Челюстной аппарат амфибий и рептилий. М.: Наука, 1990а. 310 с.

Иорданский Н.Н. Эволюция и адаптации челюстного аппарата ящериц (Lacertilia) // Зоол. журн. 1990б. Т. 69. № 7. С. 89–102.

Иорданский Н.Н. Кинетизм черепа веретеницы (Anguis fragilis) и эволюция нёба у ящериц (Lacertilia) // Зоол. журн. 1997. Т. 76. № 1. С. 74–82.

Иорданский Н.Н. Кинетизм черепа ящериц (Lacertilia): происхождение, биомеханика, эволюция // Зоол. журн. 2011. Т. 90. № 8. С. 976–986.

Каландадзе Н.Н., Курзанов С.М. Нижнемеловые местонахождения наземных позвоночных Монголии // Фауна и биостратиграфия мезозоя и кайнозоя Монголии. М.: Наука. 1974. С. 288–295 (Тр. Совм. Советско-Монгольской палеонтол. экспед. Вып. 1).

Каландадзе Н.Н., Раутиан А.С. Место Центральной Азии в зоогеографической истории мезозоя // Ископаемые рептилии Монголии. М.: Наука, 1983. С. 6–44. (Тр. Совм. Советско-Монгольской палеонтол. экспед. Вып. 24).

Каландадзе Н.Н., Раутиан А.С. Историческая зоогеография позднего триаса и реконструкция фауны Северной Африки // Палеонтол. журнал. 1991. № 1. С. 3–14.

Каландадзе Н.Н., Раутиан А.С. Система млекопитающих и историческая зоогеография // Филогенетика млекопитающих / Ред. О.Л. Россолимо. Сб. трудов Зоол. музея МГУ. М.: Изд-во МГУ, 1992. Т. 29. С. 44–152.

Каландадзе Н.Н., Раутиан А.С. Юрский экологический кризис сообщества наземных тетрапод и эвристическая модель сопряжённой эволюции сообщества и биоты // Проблемы доантропогенной эволюции биосферы. М.: Наука, 1993. С. 60–95.

Карр А. Рептилии. М.: Мир, 1975. 192 с.

Кожевников Ю.П., Железнов-Чукотский Н.К. Берингия: история и эволюция. М.: Наука, 1995. 383 с.

Козлов П.К. Путешествие в Монголию 1923–1926 гг. Дневники. М. Географгиз. 1949. 234 с.

Красилов В.А. Филогения и система // Проблемы филогении и систематики. Владивосток, 1969. С. 12–30.

Красилов В.А. Палеоэкология наземных растений. Основные принципы и методы. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1972. 208 с.

Красилов В.А. Эволюция и биостратиграфия. М.: Наука, 1977. 256 с.

Красилов В.А. Меловая флора Сахалина. М.: Наука, 1979. 184 с.

Красилов В.А. Меловой период. Эволюция земной коры и биосферы. М.: Наука, 1985. 240 с.

Красилов В.А. Нерешенные проблемы теории эволюции. Владивосток: ДВО АН СССР, 1986. 130 с.

Красилов В.А. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. М.: Наука, 1989. 264 с.

Красилов В.А. Модель биосферных кризисов // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. М.: ПИН РАН, 2001. С. 9–16.

Лебедкина Н.С. Эволюция черепа амфибий: К проблеме морфологической интеграции. М.: Наука, 1979. 283 с.

Левшакова И.Ю. Новый варан из нижнего плиоцена Таджикистана // Труды Зоол. ин-та АН СССР. 1986. Т. 157. С. 101–106.

Лопатин А.В., Агаджанян А.К. Тритилодонт (Tritylodontidae, Synapsida) из мезозоя Якутии // Докл. акад. наук. 2008. Т. 419. № 2. С. 279–282.

Майр Э. Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 1971 454 с.

Макулбеков Н.М. Стратиграфическое положение альбских и позднемеловых флор Южной Монголии // Стратиграфия, геол. корреляции. 2004. Т. 12. № 6. С. 53–68.

Мартинсон Г.Г. О стратиграфии юрских и меловых отложений Монголии // Изв. АН СССР. Сер. Геол. 1973. № 12. С. 89–95.

Мартинсон Г.Г., Сочава А.В., Барсболд Р. О стратиграфическом расчленении верхнемеловых отложений Монголии // Докл. АН СССР. 1969. Т. 189. № 5. С. 1081–1084.

Михайлов К.Е. Яйца тероподовых и протоцератопсовых динозавров из меловых отложений Монголии и Казахстана // Палеонтол. журн. 1994. № 2. С. 81–96.

Несов Л.А. Находка челюсти наземной ящерицы в верхнем мелу Узбекистана // Вестн. ЛГУ. 1981. Вып. 2. № 9. С. 105–107.

Несов Л.А. Редкие костные рыбы, наземные ящерицы и млекопитающие зоны лиманов и приморских низменностей мела Кызылкумов // Ежегодн. Всесоюзн. палеонтол. об-ва. 1985. Т. 28. С. 199–219.

Несов Л.А. Комплексы позвоночных позднего мезозоя и палеоцена Средней Азии // Тр. 31-й сессии Всесозн. палеонтол. об-ва. Л. Наука, 1988. С. 93–101.

Несов Л.А. Параллелизмы и неравномерности эволюции как факторы, определяющие необходимость различения темпорарного, генеалогического и градистского подходов в систематике // Принципы и методы зоологической систематики / Ред. Л.Я. Боркин. Л.: ЗИН АН СССР, 1989. Т. 206. С. 171–190.

Несов Л.А. Динозавры Северной Евразии: новые данные о составе комплексов, экологии и палеобиогеографии. СПб.: Изд-во СПбГУ, 1995. 156 с.

Несов Л.А. Неморские позвоночные мелового периода Северной Азии. Спб.: БИН РАН, 1997. 218 с.

Несов Л.А., Казнышкина Л.Ф., Черепанов Г.О. Динозавры-цератопсии и крокодилы мезозоя Средней Азии // Тр. XXXIII сессии Всес. палеонтол. об-ва. Л.: Наука, 1989. С. 114–154.

Несов Л.А., Старков А.И. Меловые позвоночные из Гусиноозерской котловины Забайкалья и их значение для определения возраста и условий образования отложений // Геол. и геофиз. 1992. № 6. С. 10–18.

Несов Л.А., Удовиченко Н.И. Морские змеи и хрящевые рыбы из палеогена южного Казахстана // Палеонтологический сборник. Львов: “Вища школа”, 1984. № 21. С. 69–74.

Павлинов И.Я. Введение в современную филогенетику. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. 391 с.

Павлинов И.Я. Классическая и неклассическая систематика: где проходит граница? // Журн. общей биол. 2006. Т .67. № 2. С. 83–108.

Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 400 с.

Полиан Р. Мадагаскар – малый континент между Африкой и Азией // Мадагаскар. М.: Прогресс, 1990. С. 14–26.

Попов И.Ю. Периодические системы и периодический закон в биологии. СПб.; М.: КМК, 2008. 223 с.

Потапова Е.Г. Морфо-биологический подход в филогенетике (возможности и ограничения) // Тр. Зоол. Ин-та. Приложение. 2013. № 2. С. 53–65.

Пятков К.К., Пяновская И.А., Бухарин А.К., Быковский Ю.К. Геологическое строение Центральных Кызылкумов. Ташкент: Фан., 1967. 177 с.

Раутиан А.С. Палеонтология как источник сведений о закономерностях и факторах эволюции // Современная палеонтология. Методы, направления, проблемы, практическое приложение: Справочное пособие: В 2 томах / Ред. М.А. Шишкин, С.В. Мейен, А.С. Алексеев и др. М.: Недра, 1988, Т.2. С. 76–117.

Раутиан А.С., Сенников А.Г. Отношения хищник–жертва в филогенетическом масштабе времени // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 4. М.: Издание Палеонтологического института, 2001. С. 29–46.

Родендорф Б.Б. Значение насекомых в историческом развитии наземных позвоночных // Палеонтол. журн. 1970. № 1. С. 10–18.

Рождественский А.К. Новые данные о пситтакозаврах – меловых орнитоподах // Вопросы геол. Азии. Т. 2. М.: Изд-во АН СССР, 1955. С. 783–788.

Рождественский А.К. Местонахождение нижнемеловых динозавров в Кузбассе // Палеонтол. журн. 1960. № 2. С. 165.

Рождественский А.К. Возрастная изменчивость и некоторые вопросы систематики динозавров Азии // Палеонтол. журн. 1965. № 3. С. 95–109.

Рождественский А.К. Гадрозавры Казахстана // Верхнепалеозойские и мезозойские земноводные и пресмыкающиеся СССР. М.: Наука, 1968. С. 97–140.

Рождественский А.К. Изучение динозавров Монголии и их роль в расчленении континентального мезозоя // Фауна мезозоя и кайнозоя Западной Монголии / Отв. ред. Н.Н. Крамаренко. М.: Наука, 1971. С. 21–32 (Тр. Совм. Советско-Монгольской палеонтол. экспед. Вып. 3).

Рождественский А.К. Изучение меловых рептилий в России // Палеонтол. журн. 1973. № 2. С. 90–99.

Рождественский А.К. Изучение мезозойских рептилий в России и дальнейшие перспективы // Палеонтол. журн. 1974. № 2. С. 26–32.

Ромер А., Парсонс Т. Анатомия позвоночных: в двух томах. М: Мир, 1992. Т.2. 406 с.

Рябинин А.Н. Остатки динозавров из верхнего мела низовьев р. Аму-Дарьи // Записки Росс. минерал. об-ва. 1931б. Ч. 60. № 1. С. 114–118.

Симпсон Дж. Великолепная изоляция. История млекопитающих Южной Америки. М.: Мир, 1983. 256 с.

Симпсон Дж.Г. Принципы таксономии животных. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2006. 293 с.

Синицын В.М. Древние климаты Евразии. Ч. II. Мезозой. Л.: Изд-во ЛГУ, 1966. 166 с.

Синицын В.М. Введение в палеоклиматологию. Л.: Недра, 1980. 248 с.

Старобогатов Я.И. Естественная система, искусственные системы и некоторые принципы филогенетических и систематических исследований // Принципы и методы зоологической систематики. Л.: ЗИН АН СССР, 1989. Т. 206. С. 191–222.

Суханов В.Б. Некоторые вопросы филогении и системы Lacertilia (seu Sauria) // Зоол. журн. 1961. Т. 40. № 1. С. 73–83.

Сушкин П.П. Эволюция наземных позвоночных и роль геологических изменений климата // Природа. 1922. № 3-5. С. 3–31.

Сушкин П.П. Зоогеографические области Средней Сибири и ближайших частей нагорной Азии и опыт истории современной фауны Палеарктической Азии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1925. Т. 34. С. 7–86.

Татаринов Л.П. Очерки по теории эволюции. М.: Наука, 1987. 251 с. (сер. “Академические чтения”).

Татаринов Л.П. Очерки по эволюции рептилий. М.: ГЕОС. 2006. 232с. (Тр. ПИН РАН, вып. 290).

Татаринов Л.П., Мащенко Е.Н. Находка аберрантного тритилодонта (Reptilia, Cynodonta) в нижнем мелу Кемеровской области // Палеонтол. журн. 1999. № 4. С. 85–92.

Тахтаджян А.Л. К вопросу о происхождении умеренной флоры Евразии // Ботан. журн. 1957. Т. 42. № 11. С. 1234–1248.

Тахтаджян А.Л. Происхождение и расселение цветковых растений. Л.: Наука, 1970. 147 с.

Твердохлебов В.П., Цыбин Ю.И. Генезис верхнемеловых местонахождений динозавров Тугрикийн-Ус и Алаг Тэг // Фауна и биостратиграфия мезозоя и кайнозоя Монголии. М. Наука. 1974. С. 314–315 (Тр. Совм. Советско-Монгольской палеонтол. экспед. Вып. 1).

Терещенко В.С. Половой диморфизм посткраниального скелета протоцератопсид (Neoceratopsia, Protoceratopsidae) Монголии // Палеонтол. журн. 2001. № 4. С. 79–89.

Терещенко В.С. Определитель позвонков протоцератопоидов (Ceratopsia, Dinosauria) Монголии // Палеонтол. журн. 2007. № 2. С. 59–72.

Терещенко В.С., Алифанов В.Р. Bainoceratops efremovi gen. et sp. nov. – новый рогатый динозавр (Protoceratopidae, Neoceratopsia) из местонахождения Баин-Дзак (Южная Монголия) // Палеонтол. журн. 2003. № 5. С. 77–88.

Туманова Т.А., Алифанов В.Р., Болотский Ю.Л. В России впервые обнаружены остатки панцирных динозавров // Природа. 2003. № 3. С. 69–70.

Туманова Т.А., Болотский Ю.Л., Алифанов В.Р. Первые находки панцирных динозавров в верхнем мелу России (Приамурье) // Палеонтол. журн. 2004. № 1. С. 68–72.

Фёдоров П.В., Несов Л.А. Ящерица рубежа средней и поздней юры северо-восточной Ферганы // Вестн. СПб ГУ. 1992. Сер. 7. Вып. 3. № 21. С. 9–14.

Флеров К.К., Беляева Е.И., Н. М. Яновская Н.М. и др. Зоогеография палеогена Азии. М.: Наука, 1974. 303 с.

Хехт М.К., Хехт Б.М. Новая ящерица из юрских отложений Средней Азии // Палеонтол. журн. 1984. № 3. С. 135–138.

Хозбаяр П. Новые данные о верхнеюрских и нижнемеловых отложениях Западной Монголии // Доклады АН СССР. 1973. Т. 208. № 6. С. 1436–1428.

Чумаков Н.М. Климатическая зональность и климат мелового периода. Глава 5 // Климат в эпохи крупных биосферных перестроек / Гл. ред. М.А. Семихатов, Н.М. Чумаков. М: Наука, 2004а. С. 119–166 (Тр. ГИН РАН. Вып. 550).

Чумаков Н.М. Динамика и возможные причины климатических изменений в позднем мезозое. Глава 7 // Климат в эпохи крупных биосферных перестроек / Гл. ред. М.А. Семихатов, Н.М. Чумаков. М: Наука, 2004б. С. 206–216 (Тр. ГИН РАН. Вып. 550).

Чхиквадзе В.М. Предварительные результаты изучения третичных амфибий и чешуйчатых рептилий Зайсанской впадины // Вопросы герпетологии. 6-я Всесоюзная герпетол. конференция. Автореф. докл. Ташкент, 18-20 сентября 1985 г. / Отв. ред. И.С. Даревский. Л.: Наука, 1985. С. 234–235.

Шилин П.В. Позднемеловые флоры Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1986. 200 с.

Шилин П.В., Романова Э.В. Сенонские флоры Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1978. 176 с.

Шилов И.А. Физиологическая экология животных. М.: Высшая школа, 1985. 328 с.

Шмидт-Нильсен К. Животные пустынь. 1972. Л.: Наука. 308 с.

Шувалов В.Ф. О геологическом строении и возрасте местонахождения Хобур и Хурен-Дух // Фауна и биостратиграфия мезозоя и кайнозоя Монголии. М. Наука. 1974. С. 296–313 (Тр. Совм. Советско-Монгольской палеонтол. экспед. Вып. 1).

Шувалов В.Ф. Палеогеография и история развития озерных систем Монголии в юрское и меловое время // Мезозойские озерные бассейны Монголии / Ред. Г.Г. Мартинсон. Л.:

Наука, 1982. С. 18–68.

Шувалов В.Ф. Палеогеография озёр в мезозое Монголии // Лимнология и палеолимнология Монголии / Отв. ред. Д.В. Севастьянов, В.Ф. Шувалов, И.Ю. Неуструева. Спб.: Наука, 1994. С. 148–181.

Шувалов В.Ф., Решетов В.Ю., Барсболд Р. О стратотипическом разрезе нижнего палеогена на юго-западе МНР // Фауна и биостратиграфия мезозоя и кайнозоя Монголии. М. Наука. 1974. С. 320–325 (Тр. Совм. Советско-Монгольской палеонтол. экспед. Вып. 1).

Шувалов В.Ф., Трусова Е.К. Новые данные о стратиграфическом положении позднеюрских и раннемеловых конхострак Монголии / Палеонтология и биостратиграфия Монголии. М. Наука. 1976. С. 236–264 (Тр. Совм. Советско-Монгольской палеонтол. экспед. Вып. 3).

Шувалов В.Ф., Чхиквадзе В.М. Новые данные о позднемеловых черепахах Монголии // Ископаемая фауна и флора Монголии. М. Наука. 1975. С. 214–229 (Тр. Совм. Советско-Монгольской палеонтол. эксп. Вып. 2).

Щепетов С.В., Головнева Л.Б., Годфруа П., Алексеев П.И. Маастрихтское захоронение растений и динозавров на юге Чукотки: Геологическое строение, стратиграфия, состав биоты // Вопросы палеофлористики и систематики ископаемых растений (Чтения памяти А.Н. Криштофовича. Вып. 6) / Ред. Л.Ю. Буданцев. 2008. СПб: Изд-во БИН РАН. С. 97–109.

Юдин К.А. О понятии «признак» и уровнях развития систематики животных // Тр. Зоол. ин-та. 1974. Т. 53 С. 5–29.

Яблоков А.В., Хнзорян С.М. Экосистема и эволюция // Журн. общ. биол. 1972. Т. 33. № 6. С. 725–732.

Янин Б.Т. Палеозоогеография: учебник для студ. высш. учебн. заведений. М.: Изд. центр “Академия”, 2009. 256 с.

Яновская Н.М., Курочкин Е.Н., Девяткин Е.В. Местонахождение Эргилийн-Дзо – стратотип нижнего олигоцена в Юго-Восточной Монголии // Фауна, флора и биостратиграфия мезозотя и кайнозоя Монголии. М. Наука. 1977. С. 14–33 (Тр. Совм. Советско-Монгольской палеонтол. экспед. Вып. 4).

Ясаманов Н.А. Древние климаты земли. Л.: Гидрометеоиздат, 1985, 296 с.

Albino A.M. The South American fossil Squamata (Reptilia: Lepidosauria) // Münchner Geowiss. Abh. 1996. Bd 30. P. 185–202.

Alifanov V.R. Some peculiarties of the Cretaceous and Palaeogene lizard faunas of the Mongolian People's Republic // Kaupia. 1993. H. 3. P. 9–13.

Alifanov V.R. The fossil record of Cretaceous lizards of Mongolia // The Age of dinosaurs in Russia and Mongolia / Eds M. Benton, M.A. Shishkin, D.M. Unwin, E.N. Kurochkin. Cambridge Univ. Press, 2000. P. 368–389.

Alifanov V.R. A new platynotan lizard (Parasaniwidae, Anguimorpha) from Late Paleocene of South Mongolia // Paleontol. J. 2018. V. 52. № 12. P. 1432–1435.

Alifanov V.R., Tatarinov L.P. Some features of the Cretaceous and Paleogene lizard faunas of the Mongolia People Republic // International Conference Monument Grube Messel – Perspectives and Relationships. 6–9 November, 1991 (Abstracts). Hessisches Landesmuseum Darmstadt Geologisch-Paläontologische, Mineralogische Abteilung, 1991. S. 5.

Altevogt Rud., Altevogt Ros. Studien zur Kinematik der Chamдleonzunge // Z. vergl. Physiol. 1954. Bd. 36. № 1. S. 66–77.

Alvarez W., Alvarez L.W., Asaro F., Michel H.V. Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinctions: experiment and theory // Science. 1980. V. 208. № 4448. P. 1095–1108.

Alvarez W., Kauffman E.G., Alvarez L.W. et al. Impact theory of mass extinctions and the invertebrate fossil record // Science. 1984. V. 223. P. 1135–1141.

Andres B., Norell M.A. The first record of a pterosaur from the Early Cretaceous strata of Öösh (Övörkhangai, Mongolia) // Amer. Mus. Novit. 2005. № 3472. P. 1–6.

Arnold E.N. Cranial kinesis in lizards: variations, uses, and origins // Evol. Biol. 1998. V. 30. P. 323–357.

Arnold E.N., Azar D., Ineich I., Nel A. The oldest reptile in amber: a 120 million year old lizard from Lebanon // J. Zool. Lond. 2002. V. 258. P. 7–10.

Arnold E.N., Poinar G.A. 100 million year old gecko with sophisticated adhesive toe pads, preserved in amber from Myanmar // Zootaxa. 2008. V. 1847. P. 62–68.

Augé M. Revision du lézard Uromastyx europaeus (Reptilia, Lacertilia) de L'Oligocène français // Rev. Paléobiol. 1988. V. 7. № 2. P. 317–325.

Augé M. La faune de lézards et d'Amphisbaenes de l'Éocène inférieur de Condé-en-Brie (France) // Bull. Mus. Nat. Hist. Natur., Paris. 1990. Ser. 12. № 2. P. 111–141.

Augé M. Évolution des lézards du Paléogène en Europe // Mém. Mus. Nat. Hist. Natur., 2005. V. 192. P. 1–369.

Augé M., Rage J.-C. Herpetofauna from the Upper Paleocene and Lower Eocene of Morocco // Ann. Paléontol. 2006. V. 92. № 3. P. 235–253.

Augé M., Sullivan R.M. A new genus, Paraplacosauriops (Squamata, Anguidae, Glyptosauridae) from the Eocene of France // J. Vertebr. Paleontol. 2006. V. 26. № 1. P. 133–137.

Averianov A.O. Paleogene sea snakes from the eastern part of Tethys // Russian J. Herpetol. 1997. V. 4. № 2. P. 128–142.

Averianov A.O. A new species of Tinosaurus from the Paleocene of Kazakhstan (Squamata: Agamidae) // Zoosyst. Ros. 2000. V. 9. № 2. P. 459–460.

Averianov A.O., Danilov I.O. Agamid lizards (Reptilia, Sauria, Agamidae) from the early Eocene of Kyrgyzstan // N. Jb. Geol. Paläontol. Mh. 1996. Hf. 12. S. 739–750.

Averianov A.O., Danilov I.O. A varanid lizard (Squamata: Varanidae) from the early Eocene of Kirghizia // Russian J. Herpetol. 1997. V. 4. № 2. P. 143–147.

Averianov A.O., Skutchas P.P. Paramacellodid lizard (Squamata, Scincomorpha) from the early Cretaceous of Transbaikalia // Russian J. Herpetol. 1999. V. 6. № 2. P. 115–117.

Averianov A.O., Scutschas P.P. Additions to the Early Cretaceous dinosaur fauna of Transbaicalia, Eastern Russia // Proc. Zool. Inst. RAS. 2009. V. 313. № 4. P. 363–378.

Averianov A.O., Sues H.-D. Correlation of Late Cretaceous continental vertebrate assemblages in Middle and Central Asia // J. Stratigraphy. 2012. V. 36. № 2. P. 462–485.

Averianov A., Starkov A., Skutschas P. Dinosaurs from the early Cretaceous Murtoi Formation in Buryatia, Eastern Russia // J. Vertebr. Paleontol. 2003. V. 23. № 3. P. 586–594.

Averianov A.O., Voronkevich A.V., Leshchinskiy et al. A ceratopsian dinosaur Psittacosaurus sibiricus from the early Cretaceous of West Siberia, Russia and its phylogenetic relationships // J. Syst. Palaeontol. 2006. V. 4. № 4. P. 359–395.

Avery D.F., Tanner W.W. Evolution of the iguanine lizards (Sauria, Iguanidae) as determined by osteological and myological characters. Provo, Utah, 1971. 79 p. (Sci. Bull. Brigham Young Univ. Biol. Ser. V. 12. № 3).

Bakhurina N.N., Unwin D.M. A survey of pterosaurs from the Jurassic and Cretaceous of the former Soviet Union and Mongolia // Hist. Biol. 1995. V. 10. P. 197–245.

Barrett P.M., Butler R.J., Knoll F. Small-bodied ornithischian dinosaurs from the Middle Jurassic of Sichuan, China // J. Vertebr. Paleontol. 2005. V. 25. № 4. P. 823–834.

Baszio S. Systematic palaeontology of isolated dinosaur teeth from the latest Cretaceous of South Alberta, Canada // Cour. Forsch. Senckenb. 1997. Bd 196. S. 33–77.

Bauer A.M., Böhme W., Weitschat W. An Early Eocene gecko from Baltic amber and its implications for the evolution of gecko adhesion // J. Zool. Lond. 2005. V. 265. № 4. P. 327–332.

Bell G.L., Sheldon M.A., Lamb J.P., Martin J.F. The first direct evidence of live birth in Mosasauridae (Squamata): exceptional preservation in the Cretaceous Pierre Shale of South Dakota // J. Vertebr Paleontol. 1996. Suppl. 16. P. 21A–22B.

Bellairs A.d'A., Kamal A.M. The chondrocranium and the development of the skull in recent reptiles // Biology of the Reptilia, Development / Eds C. Gans, T.S. Parsons., London: Academic Press, 1981. V. 11. Morphology F. P. 1–263.

Benton M.J. Classification and phylogeny of the diapsid reptiles // Zool. J. Linn. Soc. 1985. V. 84. № 2. P. 97–164.

Berkey C.P., Morris F.K. Geology of Mongolia. Natural history of Central Asia. V. II. New York: Amer. Mus. Natural Hist., 1927. 475 p.

Bever G.S., Bell C.J., Maisano J.A. The ossified braincase and cephalic osteoderms of Shinisaurus crocodilurus (Squamata, Shinisauridae) // Palaeontol. Electron. 2005. V. 8. № 1. P. 1–36.

Bhullar B.-A.S. The power and utility of morphological characters in systematics: a fully resolved phylogeny of Xenosaurus and its fossil relatives (Squamata: Anguimorpha) // Bull. Mus. Comp. Zool. 2011. V. 160. № 3. P. 65–181.

Blackburn D.G. Reptilian viviparity: Past research, future directions, and appropriate models // Comp. Biochem. Physiol. A. 2000. V. 127. P. 391–409.

Blain H.-A., Canudo J.-I., Cuenca-Bescós G., López-Martínez N. Amphibians and squamate reptiles from the latest Maastrichtian (Upper Cretaceous) of Blasi 2 (Huesca, Spain) // Cret. Res. 2010. V. 31. № 4. P. 433–446.

Bolet A., Evans S.E. A tiny lizard (Lepidosauria, Squamata) from the Lower Cretaceous of Spain // Palaeontology. 2012. V. 55. Pt. 3. P. 491–500.

Bolet A. Evans S.E. Lizards and amphisbaenians (Reptilia, Squamata) from the late Eocene of Sossís (Catalonia, Spain) // Palaeontol. Electronica. 2013. V. 16. № 1. P. 1–23.

Borsuk-Białynicka M. Anguimorphans and related lizards // Palaeontol. Pol. 1984. № 46. P. 5–105.

Borsuk-Białynicka M. Comments on the kinetics of the lizard skull // Fotrschr. Zool. 1985. B. 30.

S. 130–137.

Borsuk-Białynicka M. Carolinidae, a new family of xenosaurid-like lizards from the Upper Cretaceous of Mongolia // Acta Palaeontol. Pol. 1985. V. 30. № 3–4. P. 151–176.

Borsuk-Białynicka M. Carusia, a new name for the late Cretaceous lizard Carolina Borsuk-Bialynicka, 1985 // Acta Palaeontol. Pol. 1987. V. 32. № 1–2. P. 151.

Borsuk-Białynicka M. Globaura venusta gen. et sp. n. and Eoxanta lacertifrons gen. et sp. n. – non-teiid lacertoids from the late Cretaceous of Mongolia // Acta Palaeontol. Pol. 1988. V. 33. № 3. P. 211–248.

Borsuk-Białynicka M. Gobekko cretacicus gen. et sp. n., a new gekkonid lizard from the Cretaceous of the Gobi Desert // Acta Palaeontol. Pol. 1990. V. 35. № 1–2. P. 67–76.

Borsuk-Białynicka M. Questions and controversies about saurian phylogeny, Mongolian perspective // 5th Symposium on Mesozoic terrestrial ecosystems and biota (Extended Abstracts) / Eds Z. Kielan-Jaworowska, N. Heintz, H.A. Nacrem. Oslo, 1991. P. 9–10 (Contrib. Palaeontol. Mus. Univ. Oslo. № 364).

Borsuk-Białynicka M. The Late Cretaceous lizard Pleurodontagama and the origin of tooth permanency in Lepidosauria // Acta Palaeontol. Pol. 1996. V. 41. № 3. P. 231–252.

Borsuk-Białynicka M., Alifanov V.R. First asiatic 'iguanid' lizards in the late Cretaceous of Mongolia // Acta Palaeontol. Pol. 1991. V. 36. № 3. P. 325–342.

Borsuk-Białynicka M., Moody S.M. Priscagaminae, a new subfamily of the Agamidae (Sauria) from the Late Cretaceous of the Gobi Desert // Acta Palaeontol. Pol. 1984. V. 29. № 1-2. P. 51–81.

Boulenger G.A. Catalogue of the lizards in the British Mus. (Natural History). Second edition. 1885. London. V. 2. 497 p.

Boulenger G.A. Sur la place des chéloniens dans la classification // Compt. Rend. Acad. Sci. 1918. V. 169. P. 605–607.

Böhme M. Herpetofauna (Anura, Squamata) and palaeoclimatic implications: preliminary results // Ann. Naturhist. Mus. Wien. 2007. T. 108 A. S. 43–52.

Böhme W., Weitschat W. Redescription of the Eocene lacertid lizard Nucras succinea Boulenger, 1917 from Baltic amber and its allocation to Succinilacerta n. gen. // Mitt. Geol.-Paläontol. Inst. Univ. Hamburg. 1998. V. 81. S. 203–222.

Böhme W., Weitschat W. New finds of lizards in Baltic amber (Reptilia: Squamata: Sauria: Lacertidae) // Faunistische Abhandlungen Staatliches Mus. für Tierkunde Dresden. 2002. Bd. 23. № 6. S. 117–130.

Bradley O.C. The muscles of mastication and movements of the skull in Lacertilia // Zool. Jb. Anat. 1903. Bd. 18. S. 475–478.

Brock G.T. Temporal bones in lizards, birds and mammals // Anat. Anz. 1935. V. 80. P. 266–287.

Broschinski A. Ein Lacertilier (Scincomorpha, Paramacellodidae) aus dem Oberen Jura von Tendagaru (Tansania) // Mitt. Mus. Natur. Berlin. 1999. Bd. 2. S. 155–158.

Broschinski A., Sigogneau-Russell D. Remarkable lizard remains from the lower Cretaceous of Anoual (Morocco) // Ann. Paleontol. 1996. V. 82. № 3. P. 147–175.

Brown B., Schlaikjer E.M. The structure and relationships of Protoceratopidae // Ann. NY Acad. Sci. 1940. V. 40. Art. 3. P. 133–266.

Brouwers E.M., Clemens W.A., Spicer R.A. et al. Dinosaurs on the North Slope, Alaska: high latitude, Latest Cretaceous environments // Science. 1987. V. 237. № 4822. P. 1608–1610.

Buchardt B. Oxygen isotope paleotemperatures the Tertiary period of the North Sea area // Nature. 1978. V. 275. № 5679. P. 381–384.

Buffetaut E., Suteethorn V. A new species of the ornithischian dinosaur Psittacosaurus from the Early Cretaceous of Thailand // Palaeontology. V. 35. № 4. P. 801–812.

Caldwell M.W. Squamate phylogeny and the relationships of snakes and mosasaurs // Zool. J. Linn. Soc., London. 1999. V. 125. № 1. P. 115–147.

Caldwell M.W. A new species of Pontosaurus (Squamata, Pythonomorpha) from the Upper Cretaceous of Lebanon and phylogenetic analysis of Pythonomorpha // Mem. Soc. Italiana Sci. Natur. Mus. Civico Storia Natur. Milano. 2006. V. 34. P. 1–42.

Caldwell M.W, Lee M.S.Y. Live birth in Cretaceous marine lizards (mosasauroids) // Proc. R. Soc. B. 2001. V. 268. № 1484. P. 2397–2401.

Caldwell M.W, Dal Sasso C. Soft-tissue preservation in a 95 million year old marine lizard: form, function, and aquatic adaptation// J. Vertebr. Paleontol. 2004. V. 24. № 4. P. 980–985.

Caldwell M.W., Nydam R.L., Palci A., Apesteguía S. The oldest known snakes from the Middle Jurassic-Lower Cretaceous provide insights on snake evolution // Nature Communications. 2015. V. 6. № 5996. P. 1–11.

Camp C.L. Classification of the lizards // Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 1923. V. 48. Art. 11. P. 289–481.

Carpette C.L, Lee M.S.Y., Shine R. et al. The origin of snakes (Serpentes) as seen through eye anatomy // Biol. J. Linn. Soc., London. 2004. V. 81. № 4. P. 469–482.

Carroll R.L., Debraga M. Aigialosaurs: mid-Cretaceous varanoid lizards // J. Vertebr. Paleontol. 1992. V. 12. № 1. P. 66–86.

Chinnery B.J. Description of Prenoceratops pieganensis gen. et sp. nov. (Dinosauria: Neoceratopsia) from the Two Medicine Formation of Montana // J. Vertebr. Paleontol. 2004. V. 24. № 3. P. 572–590.

Chinnery B.J., Lipka Th.R. Kirkland J.I. et al. Neocerattopsian teeth from the Lower to Middle Cretaceous of North America // Lower and Middle Cretaceous terrestrial ecosystems / Eds S.G. Lucas, J.I. Kirkland, J.W. Estep. New Mexico Mus: Natural Hist. Sci. Bull. № 14. 1998. P. 297–302.

Chinnery B.J., Weischampel D.B. Montanoceratops cerorhynchus (Dinosauria: Ceratopsia) and relationships among basal Neoceratopsia // J. Vertebr. Paleontol. 1998. V. 18. № 3. P. 569–585.

Clark J.M., Norell M.A., Chiappe L.M. An oviraptorid skeleton from the late Cretaceous of Ukhaa Tolgod, Mongolia, preserved in an avianlike brooding position over an oviraptorid nest // Amer. Mus. Novit. 1999. № 3265. P. 1–36.

Clemens W.A., Nelm L.G. Paleoecological implications of Alaskan terrestrial vertebrate fauna in Latest Cretaceous time at high paleolatitudes // Geology. 1993. V. 5. № 6. P. 503–506.

Clos L.M. A new species of Varanus (Reptilia: Sauria) from the Miocene of Kenya // J. Vertebr. Paleontol. 1995. V. 15. № 2. P. 254–267.

Cocude-Michel M. Les Rhinchocephales et les Sauriens des calcaires lithographiques (Jurassic superior) d'Europe occidentale // Nouv. Arch. Mus. Nat. Hist. Lyon. 1963. № 7. P. 1–187.

Conrad J.L. Skull, mandible, and hyoid of Shinisaurus crocodilurus Ahl (Squamata, Anguimorpha) // Zool. J. Linn. Soc. 2004. V. 141. № 3. P. 399–434.

Conrad J.L. An Eocene shinisaurid (Reptilia, Squamata) from Wyoming, USA // J. Vertebr. Paleontol. 2006. V. 26. № 1. P. 113–126.

Conrad J.L. Phylogeny and systematics of Squamata (Reptilia) based on morphology // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 2008. № 310. 182 p.

Conrad J.L., Daza J.D. Naming and rediagnosing the Cretaceous gekkonomorph (Reptilia, Squamata) from Öösh (Övörkhangai, Mongolia) // J. Vert. Paleontol. 2015. V. 35. № 5. P. e980891 (5 p.).

Conrad J.L., Norell M.A. Higher-esolution X-ray computed tomography of an early Cretaceous gekkonomorph (Squamata) from Öösh (Övörkhangai; Mongolia) // Histor. Biol. 2006. V. 18. № 4. P. 405–431.

Conrad J.L., Norell M.A. A complete Late Cretaceous iguanian (Squamata, Reptilia) from the Gobi and identification of a new iguanian clade // Amer. Mus. Novit. 2007. № 3584. P. 1–47.

Coombs W.P. The bony eyelid of Euoplocephalus (Reptilia, Ornithischia) // J. Paleontology. 1972. V. 46. № 5. P. 637–650.

Cooper J.S., Poole D.F.G. The dentition and dental tissues of the agamid lizard, Uromastyx // J. Zool. 1973. V. 169. № 1. P. 85–100.

Cooper J.S., Poole D.F.G., Lawson R. The dentition of agamid lizards with special reference to tooth replacement // J. Zool. 1970. V. 162. № 1. P. 85–98.

Cope E.D. On the characters of the higher groups of Reptilia, Squamata and especially the Diploglossa // Proc. Acad. Natur. Sci. Philadelphia. 1864. V. 16. P. 224–231.

Cope E.D. The osteology of the Lacertilia // Proc. Am. Philos. Soc. 1892. V. 30. P. 185–221.

Cope E.D. The crocodilians, lizards and snakes of North America // Ann. Rep. US Nat. Mus. 1900. Pt. 2. P. 151–1294.

Currie P.J., Badamgarav D., Koppelhus E.B. The first Late Cretaceous footprints from the Nemegt locality in the Gobi of Mongolia // Ichnos. 2003. V. 10. № 1. P. 1–13.

Cuviér G. Jeecons d'anatomie compare. P., 1835. V. 4. 628p.

Dashzeveg D., Dingus L., Loope D.B. et al. New stratigraphic subdivision, depositional environment, and age estimate for the Upper Cretaceous Djadokhta Formation, Southern Ulan Nur Basin, Mongolia // Amer. Mus. Novit. 2005. № 3498. P. 1–31.

Datta P.M., Ray S. Earliest lizard from the Late Triassic (Carnian) of India // J. Vertebr. Paleontol. 2006. V. 26. № 4. P. 795–800.

Daza J.D., Abdala V., Arias S.J. et al. Cladistic analysis of Iguania and a fossil lizard from the Late Pliocene of Northwestern Argentina // J. Herpetol. 2012a. V. 46. № 1. P. 104–119.

Daza J.D., Alifanov V.R., Bauer A.M. A redescription and phylogenetic reinterpretation of the fossil lizard Hoburogekko suchanovi Alifanov, 1989 (Squamata, Gekkota) from the Early Creta-

ceous of Mongolia // J. Vertebr. Paleontol. 2012b. V. 32. № 6. P. 1303–1312.

Daza J.D., Edward L., Stanley E.D. et al. Mid-Cretaceous amber fossils illuminate the past diversity of tropical lizards // Sci. Adv. 2016. V. 2. № 3. P. 1–8.

Daza J.D., Bauer A.M., Snively E. Gobekko cretacicus (Reptilia: Squamata) and its bearing on the interpretation of gekkotan affinities // Zool. J. Linn. Soc. 2013. V. 167. № 3. P. 430–448.

Daza, J.D., Diogo R., Johnston P., Abdala V. Jaw adductor muscles across lepidosaurs: a reappraisal // Anat. Rec. 2011. V. 294. P. 1765–1782.

Daza J.D., Stanley E.L., Wagner Ph. et al. Mid-Cretaceous amber fossils illuminate the past diversity of tropical lizards // Sci. Adv. 2016. V. 2. № 3. P. 1–8.

DeBraga M., Rieppel O. Reptile phylogeny and the interrelationships of turtles // Zool. J. Linn. Soc. 1997. V. 120. № 3. P. 281–354.

DeMar D.G., Conrad J.L., Head J.J. et al. A new Late Cretaceous iguanomorph from North America and the origin of New World Pleurodonta (Squamata, Iguania) // Proc. Royal Soc. B. Biol. Sci. 2017. V. 284. № 1847. P. 1–7.

Denton R., O'Neill R.C. "Precocious" squamates from the Late Cretaceous of New Jersey, including the earliest record of a North American iguanian // J. Vertebr. Paleontol. 1993. V. 13. Abstracts of papers. Suppl. to № 3. P. 32A–33A.

Denton R.K.Jr., O'Neill R.C. Prototeius stageri, gen. et sp. nov., a new teiid lizard from the Upper Cretaceous Marshalltown Formation of New Jersey, with a preliminary phylogenetic revision of the Teiidae // J. Vertebr. Paleontol. 1995. V. 15. № 2. P. 235–253.

De Queiroz K. Phylogenetic systematics of iguanine lizards: A comparative osteological study. Berkeley, Los Angeles, London: Univ. California Press, 1987. 216 p. (Univ. California Publ. Zool. V. 118).

Dingus L., Loope D.B., Dashzeveg D. et al. The Geology of Ukhaa Tolgod (Djadokhta Formation, Upper Cretaceous, Nemegt Basin, Mongolia) // Amer. Mus. Novit. 2008. № 3616. P. 1–40.

Dong Z., Currie Ph.J. Protoceratopsian embryos from Inner Mongolia, People's Republic of China. // Can. J. Earth Sci. 1993. V. 30. № 10–11. P. 2248–2254.

Dong L., Evans S.E., Wang Y. Taxonomic revision of lizards from the Paleocene deposits of the Qianshan Basin, Anhui, China // Vert. PalAsiatica. 2016. V. 54. № 3. P. 243–268.

Douglass E. New vertebrates from the Montana Tertiary // Ann. Carnegie Mus. 1903. V. 2. №. 5. P. 145–199.

Douglas R.C., Savin S.M. Isotopic analysis of the planctonic foraminifera from the Cenozoic of the Northwest Pacific, Leg. 6 // Initia Rep. of DSDP. Wash., 1971. 1971. V. 6. P. 509–520.

Eberth D.A., Kobayashi Y., Lee Y. et al. Assignment of Yamaceratops dorngobiensis and associated redbeds at Shine Us Khudag (Eastern Gobi, Dorngobi Province, Mongolia) to the redescribed Javkhlant Formation (Upper Cretaceous) // J. Vertebr. Paleontol. 2009. V. 29. № 1. P. 295–302.

Edmund A.G. Tooth replacement phenomena in the lower vertebrates // Contr. Roy. Ontario. Mus. Life Sci. Div. I960. № 52. 190 p.

Endo R., Shikama T. Mesozoic reptilian fauna in the Jehol mountainland, Manchoukuo // Bull. Centr. Natn Mus. Manchoukuo. 1942. V. 3. P. 1–19.

Estes R. Fossil vertebrates from the late Cretaceous Lance Formation Eastern Wyoming // Publ. Geol. Sci. Univ. California. 1964. V. 49. P. 1–180.

Estes R. Relationships of two Cretaceous lizards (Sauria, Teiidae) // Breviora. 1969. № 317. P. 1–8.

Estes R. Sauria terrestria, Amphisbaenia / Handbuch der Paläeoherpetologie. T. 10A. Stuttgart, New York: G. Fisher Verlag, 1983a. 249 S.

Estes R. The fossil record and early distribution of lizards // Advance in herpetology and Evolutionary biology: Essays in Honor of Ernest E.Williams / Eds G.J.Rhodin, K.Miyata. Mus. Compar. Zool. Cambridge, Massachusetts, 1983b. P. 365–398.

Estes R., Price L.I. Iguanid lizard from the Upper Cretaceous of Brasil // Science. V. 180. № 4087. 1973. P. 748–751.

Estes R., de Queiroz K., Gautier J. Phylogenetic relationships within Squamata // Phylogenetic relationships within lizard families. Essays commemorating Charles L. Camp / Eds R. Estes, G. Pregill. Stanford: Univ. Press, 1988. P. 119–281.

Etheridge R. Lizard caudal vertebrae // Copeia. 1967. V. 1969. № 4. P. 669–721.

Etheridge R., de Queiroz K. A phylogeny of Iguanidae // Phylogenetic relationships within lizard familie. Essays commemorating Charles L. Camp / Eds R. Estes, G. Pregill. Stanford: Univ. Press, 1988. P. 283–368.

Evans S.E. The early history and relationships of the Diapsida // The phylogeny and classification of the tetrapods / Ed. M.J. Benton. Oxford: Univ. Press, 1988. P. 221–253.

Evans S.E. Jurassic lizard assemblages // Rev. Paleobiol. 1993. V. spec. № 7. P. 55–65.

Evans S.E. A new anguimorphan lizard from the Jurassic and Lower Cretaceous of England // Palaeontology. 1994a. V. 37. Pt. 1. P. 33–49.

Evans S.E. The Solnhofen (Jurassic: Tithonian) lizard genus Bavarisaurus. New skull material and a reinterpretation // N. Jb. Geol. Paläeontol. 1994b. Bd 192. № 1. S. 37–52.

Evans S.E. Crown group lizards from the Middle Jurassic of Britain // Palaeontographica. 1998. Abt. A. 250. P. 123–154.

Evans S.E. At the feet of the dinosaurs: the early history and radiation of lizards // Biol. Rev. 2003. V. 78. № 4. P. 513–551.

Evans S.E. The skull of lizards and Tuatara // Biology of the Reptilia. V. 20. The Skull of Lepidosauria / Eds C. Gans, A. S. Gaunt, K. Adler. Ithaca, New York: Soc. Study Amph. Rept. 2008. P. 1–347 (Contrib. Herpetol. V. 23).

Evans S.E., Barbadillo L.J. Early Cretaceous lizards from Las Hoyas, Spain // Zool. J. Linn. Soc. 1997. V. 119. № 1. P. 23–49.

Evans S.E., Barbadillo L.J. An unusual lizard (Reptilia: Squamata) from the early Cretaceous of Las Hoyas, Spain. Zoological // Zool. J. Linn. Soc. 1998. V. 124. № 3. P. 235–265.

Evans S.E., Chure D.C. Paramacellodid lizard skulls from the Jurassic Morrison Formation at Dinosaur National Monument, Utah // J. Vertebr. Paleontol. 1988. V. 18. № 1. P. 99–114.

Evans S.E., Jones M.E.H. The origin, early history and diversification of lepidosauromorph reptiles // New aspects of mesozoic biodiversity / Ed. S. Bandyopadhyay. Berlin, Heidelberg: Springer, 2010. P. 27–44.

Evans S.E., Manabe M. Early Cretaceous lizards from the Okurodani Formation of Japan // Geobios. 1999. V. 32. № 6. P. 889–899.

Evans S.E., Manabe M. An early herbivorous lizard from the Lower Cretaceous of Japan // Palaeontology. 2008. V. 51. Pt. 2. P. 487–498.

Evans S.E., Manabe M., Noro M. et al. A long-bodied lizard from the Lower Cretaceous of Japan // Palaeontology. 2006. V. 49. Pt. 6. P. 1143–1165.

Evans S.E., Prasad G.V.R., Manhas B.K. Fossil lizards from the Jurassic Kota Formation of India // J. Vertebr. Paleontol. 2002. V. 22. № 2. P. 299–312.

Evans S.E., Raia P., Barbera C. New lizards and rhynchocephalians from the Lower Cretaceous of southern Italy // Acta Palaeontologica Pol. 2004. V. 49. № 3. P. 393–408.

Evans S.E., Raia P., Barbera C. The Lower Cretaceous lizard genus Chometokadmon from Italy // Cret. Res. 2006. V. 27. № 5. P. 673–683.

Evans S.E., Wang Y. The early Cretaceous lizard Dalinghosaurus from China // Acta Palaeontol. Pol. 2005. V. 50. № 4. P. 725–742.

Evans S.E., Wang Y. A juvenile lizard specimen with well-preserved skin impressions from the Upper Jurassic/Lower Cretaceous of Daohugou, Inner Mongolia, China // Naturwissenschaften. 2007. T. 94. Bd. 6. S. 431–439.

Evans S.E., Wang Y. A gravid lizard from the Cretaceous of China and the early history of squamate viviparity // Naturwissenschaften. 2011. T. 98. Bd. 9. S. 739–743.

Evans S.E., Wang Y. New material of the Early Cretaceous lizard Yabeinosaurus from China // Cret. Research. 2012. V. 34. P. 48–60.

Evans S.E., Yabumoto Y. A lizard from the Early Cretaceous Crato Formation, Araripe Basin, Brazil // N. Jb. Palaëontol. Geol., Mh. 1998. Hf. 6. S. 349–364.

Farke A.A., Maxwell W.D., Cifelli R.L., Wedel M.J. A Ceratopsian Dinosaur from the Lower Cretaceous of Western North America, and the Biogeography of Neoceratopsia // PLoS ONE. 2014. V. 9. № 12. P. 1–18.

Fernandez V., Buffetaut E., Suteethorn V. et al. Evidence of egg diversity in squamate evolution from Cretaceous anguimorph embryos // PLoS ONE. 2015. V. 10. № 7. P. 1–20.

Folie A., Sigé B., Smith T. A new scincomorph lizard from the Palaeocene of Belgium and the origin of Scincoidea in Europe // Naturwissenschaften. 2005. T. 92. Bd. 11. S. 542–546.

Fox B.C. Upper Cretaceous terrestrial vertebrate stratigraphy of the Gobi Desert (Mongolian People's Republic) and western North America // Western and Arctic Canadian biostratigraphy / Eds Stelck C.R., Chatteron B.D.E. Canada: Geol. Associacion. 1978. P. 577–594 (Spec. pap. 18).

Frazzetta T.H. A functional consideration of cranial kinesis in lizards // J. Morphol. 1962. V. 111. № 3. P. 287–319.

Frazzetta T.H. The origin of amphikinesis in lizards: A problem in functional morphology and the evolution of adaptive systems // Evol. Biol. 1986. V. 20. P. 419–461.

Frost D.R., Etheridge R. A phylogenetic analysis and taxonomy of iguanian lizards (Reptilia: Squamata) // Misc. Publ. Mus. Natur. Hist. Univ. Kansas. 1989. № 81. P. 1–65.

Frost D.R., Etheridge R., Janies D., Titus T.A. Total evidence, sequence alignment, evolution of polychrotid lizards, and a reclassification of the Iguania (Squamata: Iguania) // Amer. Mus. Novit. 2001. № 3343. P. 1–38.

Fürbringer M. Zur vergleichenden anatomie des brustschulterapparates und der Schultermuskeln // Jenaische Z. 1900. T. 34. S. 215–718.

Gamble T., Bauer A.M., Greenbaum E., Jackman T.R. Evidence for Gondwanan vicariance in an ancient clade of gecko lizards // J. Biogeography. 2008a. V. 35. № 1. P. 88–104.

Gamble T., Bauer A.M., Greenbaum E., Jackman T.R. Out of the blue: a novel, trans-Atlantic clade of geckos (Gekkota, Squamata) // Zool. Scripta. 2008b. V. 37. № 4. P. 355–366.

Gans C. The characteristics and affinities of the Amphisbaenia // Trans. Zool. Soc., London. 1978. V. 34. № 4. P. 347–416.

Gao K. Sineoamphisbaena phylogenetic relationships discussed: reply // Can. J. Earth Sci. 1997. V. 34. № 6. P. 886–889.

Gao K., Cheng Zh. A new lizard from the Lower Cretaceous of Shandong, China // J. Vertebr. Paleontol. 1999. V. 19. № 3. P. 456–465.

Gao K., Dashzeveg D. New lizards from the Middle Eocene Mergen Formation, Mongolian Gobi Desert // Paläontol. Z. 1999. Bd 73. Hf. 3/4. P. 327–335.

Gao K., Fox R. New teiid lizards from the Upper Cretaceous Oldman Formation (Judithian) of southeastern Alberta, Canada, with a review of the Upper Cretaceous record of teiids // Ann. Carnegie Mus. Natur. Hist. 1991. V. 60. № 2. P. 145–162.

Gao K., Fox R. Taxonomy and evolution of the late Cretaceous lizards (Reptilia: Squamata) from Western Canada // Bull. Carnegie Mus. Natur. Hist. 1996. № 33. P. 1–107.

Gao K., Hou L. Late Cretaceous fossil record and paleobiogeography of iguanian squamates // Sixth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota (Short Papers) / Eds A. Sun, Y. Wang. Beijing: China Ocean Press, 1995a. P. 47–50.

Gao K., Hou L. Iguanians from the Upper Cretaceous Djadochta Formation, Gobi Desert, China // J. Vertebr. Paleontol. 1995b. V. 15. № 1. P. 57–78.

Gao K., Hou L. Systematics and taxonomic diversity of squamates from the Upper Cretaceous Djadochta Formation, Bayan Mandachu, Gobi Desert, People's Republic of China // Can. J.

Earth Sci. 1996. V. 33. № 4. P. 578–598.

Gao K., Nessov L.A. Early Cretaceous squamates from the Kyzylkum desert, Uzbekistan // N. Jhr. Geol. Paläeontol. Abh. 1998. Bd 207. S. 289–309.

Gao K., Norell M. Taxonomic revision of Carusia (Reptilia: Squamata) from the Late Cretaceous of the Gobi Desert and phylogenetic relationships of Anguimorphan lizards // Amer. Mus. Novit. 1998. № 3230. P. 1–51.

Gao K., Norell M.A. Taxonomic composition and systematics of late Cretaceous lizard assemblages from Ukhaa Tolgod and adjacent localities, Mongolian Gobi Desert // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 2000. № 249. P. 1–118.

Gasc J.-P. Contribution a l'osteologie et a la myologie de Dibamus novaegueneae Gray (Sauria, Reptilia): Discussion systematique // Ann. Sci. Natur. Zool. 1968. V. 10. Ser. 12. P. 127–150.

Gauthier J. Fossil xenosaurid and anguid lizards from the early Eocene Wasatch Formation, southeast Wyoming, and a revision of the Anguioidea // Contrib. Geol. Univ. Wyoming. 1982. V. 21. № 1. P. 7–54.

Gauthier J., Estes R., Queiroz de K. A phylogenetic analysis of Lepidosauromorpha // Phylogenetic relationships within lizard families. Essays commemorating Charles L. Camp / Eds R. Estes, G. Pregill. Stanford: Stanford Univ. Press, 1988. P. 15–118.

Gauthier J.A., Kearney M., Maisano J.A. et al. Assembling the squamate tree of life: Perspectives from the phenotype and the fossil record // Bull. Peabody Mus. Natr. Hist. 2012. V. 53. № 1. P. 3–308.

Gibbons J.R.H. The biogeography of Brachylophus (Iguanidae) including the description of a new species, Brachylophus vitiensis, from Fiji // J. Herpetol. 1981. V. 15. № 3. P. 255–273.

Gilmore C.W. Osteology of the armoured Dinosauria in the United States mus., with special reference to the genus Stegosaurus // Bull. US Natn Mus. 1914. V. 89. P. 143.

Gilmore C.W. Fossil lizards of North America // Mem. Nat. Acad. Sci. 1928. V. 22. № 3. P. 1–201.

Gilmore C.W. Osteology of Polyglyphanodon, an Upper Cretaceous lizard from Utah // Proc. U.S. National Mus. 1942. V. 92. P. 229–265.

Gilmore C.W. Fossil lizards of Mongolia // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 1943. V. 81. Art. 4. P. 361–384.

Godefriot P., Alifanov V., Bolotsky Yu. A re-appraisal of Aralosaurus tuberiferus (Dinosauria, Hadrosauridae) from the late Cretaceous of Kazakhstan // Bull. Inst. Royal Sci. Nat. Belgique. Sci. Terre. 2004. V. 74. Suppl. P. 139–154.

Godefroit P., Bolotsky Ju.L., Alifanov V.R. A remarkable hollow-crested hadrosaur from Russia: An Asian origin for lambeosaurines // C.r. Palevol. 2003. № 2. P. 143–151.

Godefroit P., Bolotsky Ju.L., Van Itterbeeck J. The lambeosaurine dinosaur Amurosaurus riabinini from the Maastrichtian of Far Eastern Russia // Acta Palaeontol. Pol. 2004. V. 49. № 4. P. 585–618.

Godefroit P., Dong Z., Bultynck P. et al. New Bactrosaurus (Dinosauria: Hadrosauroidea) material from Iren Dabasu (Inner Mongolia, P.R. China) // Bull. Inst. Royal Sci. Nat. Belgique. Sci. Terre. 1998. V. 68. Suppl. P. 3–70.

Godefroit P., Escuillié F., Bolotsky Y.L., Lauters P. A new basal hadrosauroid dinosaur from the Late Cretaceous of Kazakhstan // Bernissart Dinosaurs and Early Cretaceous Terrestrial Ecosystems / Ed. P. Godefroit. Bloomington: Indiana Univ. Press, 2012. P. 334–358.

Godefroit P., Golovneva L., Shchepetov S. et al. The last polar dinosaurs: high diversity of latest Cretaceous arctic dinosaurs in Russia // Naturwissenschaften. 2009. T. 96. Bd. 4. P. 495–501.

Godefroit P., Hai S., Yu T. et al. New hadrosaurid dinosaurs from the uppermost Cretaceous of north-eastern China // Acta Palaeontol. Pol. 2008. V. 53. № 1. P. 47–74.

Godefroit P., Zan Sh., Jin L. The Maastrichtian (late Cretaceous) lambeosaurine dinosaur Charonosaurus jiayinensis from north-eastern China // Bull. Inst. Royal Sci. Nat. Belgique. Sci. Terre. 2001. V. 71. P. 119–168.

Gomes N. Anatomie comparée de la musculature trigéminale des Lacertiliens // Mém. Mus. Nat. Hist. Nat. A. Zool. 1974. V. 90. P. 1–107.

Goodrich E.S. On the classification of the Reptilia // Proc. Royal Soc., London. Ser. B. 1916. V. 89. № 615. P. 261–276.

Goodrich E.S. On the development of the segments of the head in Scyllium // Quart. J. Micr. Sci. 1918. V. 63. P. 1–30

Gradziński R. Sedimentation of dinosaurbearing Upper Cretaceous deposits of the Nemegt Basin, Gobi Desert // Palaeontol. Pol. 1969. № 21. P. 147–229.

Gradziński R., Jerzykiewicz T. Additional geographical and geological data from the Polish-Mongolian Palaeontological Expeditions // Palaeontol. Pol. 1972. № 25. P. 17–30.

Gradziński R., Jerzykiewicz T. Sedimentation of the Barun Goyot Formation // Palaeontol. Pol. 1974. № 30. P. 111–146.

Gradziński R., Jerzykiewicz T. Dinosaur- and mammal-bearing aeolian and associated deposits of the Upper Cretaceous in the Gobi Desert (Mongolia) // Sedimentary Geol. 1974. V. 12. P. 249–278.

Gradzinski R., Kazmierczak J., Lefeld J. Geographical and geological data from the Polish-Mongolian Palaeontological Expeditions // Palaeontol. Pol. 1968. № 19. P. 33–82.

Gradzinski R., Kielan-Jaworowska Z., Marianska T. Upper Cretaceous Djadokhta, Barun Goyot and Nemegt Formations of Mongolia, including remarks on previous subdivisions // Acta Geol. Pol. 1977. V. 27. № 3. P. 281–318.

Greer A.E. A subfamilial classification of scincid lizards // Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Univ. 1970. V. 139. P. 151–184.

Haas G. On the trigeminus muscules of the lizards Xenosaurus and Shinisaurus crocodilurus // Amer. Mus. Novit. 1960. № 2017. P. 1–57.

Hall R. Cenozoic geological and plate tectonic evolution of SE Asia and the SW Pacific: computer-based reconstructions, model and animations // J. Asian Earth Sci. 2002. V. 20. № 4. P. 353–431.

Hallermann J. Morphological significance of the orbitotemporal region of amphikinetic skulls of juvenile iguanians // Zool. Jb. Abt. Anat. Ontog. Tiere. 1992. V. 22. P. 83–86.

Hallerman J. The ethmoidal region of Dibamus taylori (Squamata: Dibamidae), with a phylogenetic hypothesis on dibamid relationships within Squamata // Zool. J. Linn. Soc. 1998. V. 122. № 3. P. 385–426.

Handa N., Watabe M., Tsogtbaatar Kh. New Specimens of Protoceratops (Dinosauria: Neoceratopsia) from the Upper Cretaceous in Udyn Sayr, Southern Gobi Area, Mongolia // Paleontol. Research. 2012. V. 16. № 3. P. 179–198.

Hoffstetter R. Sur les gekkonidae fossiles // Bull. Mus. Nat. Hist. Natur., Paris. 1946. Ser. 2. T. 16. № 2. P. 195–203.

Hoffstetter R. Les sauriens Anté-crétacés // Bull. Mus. Nat. Hist. Natur., Paris. 1953. Ser. 2. T. 25. № 3. P. 345–352.

Hoffstetter R. Squamates de type moderne // Traité de Paléontologie / Ed. J. Piveteau, Paris, 1955. T. 5. P. 606–662.

Hoffstetter R. Revue des recentes acquisitions concertant l'histoire et la systematique des Squamats // Coll. Intern. CNRS. 1962. T. 104. P. 243–279.

Hoffstetter R. Les Sauria du Jurassique supérier et spécialement les Gekkota de Bavière et de Mandchourie // Senck. biol. 1964. Bd 45. № 3/5. P. 281–324.

Hoffstetter R. Les Sauria (=Lacertilia) du Jurassique supérieur du Montsech (Espagne) // Bull. Soc. Geol. France. 1965. Ser. 7. P. 549–557.

Hoffstetter R. Coup d'oeil sur les sauriens (=Lacertiliens) des couches de Purbeck (Jurassique supérieur d'angleterre) // Problèmes actuels de palaéontologie (évolution des vertébrés). Coll. Intern. CNRS. 1967. № 163. P. 349–371.

Holmes R.B., Murray A.M., Attia Y.S. et al. Oldest known Varanus (Squamata: Varanidae) from the Upper Eocene and Lower Oligocene of Egypt: support for an African origin of the genus // Palaeontology. 2010. V. 53. Pt. 5. P. 1099–1110.

Horner J.R. Evidence of diphyletic origination of the hadrosaurian (Reptilia:Omithischia) dinosaurs // Dinosaur systematics. Approaches and perspectives / Eds K. Carpenter, Ph. Currie. Cambrige: Univ. Press, 1992. P. 179–187.

Horner J.R., Weishampel D.B., Forster C.A. Hadrosauridae // The Dinosauria. Second edition / Eds D.B. Weishampel, P. Dodson, H. Osmolska. Berkely, Los Angeles, London: Univ. California Press, 2004. P. 438–463.

Hou L. Paleocene lizards from Anhui, China // Vertebr. PalAsiatica. 1974. V. 12. № 3. P. 193–202.

Hou L. New materials of Palaeocene lizards of Anhui // Vertebr. PalAsiatica. 1976. V. 14. № 1. P. 48–52.

Hou L., Martin L.D., Zhou Zh. et al. A diapsid skull in a newspecies of the primitive bird Confuciusornis // Nature. 1999. V. 399. № 6737. P. 679–682.

Huber B.T., Morris R.D., MacLeod K.G. Deep-sea paleotemperature record of extreme warmth duriug the Cretaceous // Geology. 2002. V. 30. № 2. P. 123–126.

Hutchinson M.N., Skinner A., Lee M.S.Y. Tikiguania and the antiquity of squamate reptiles (lizardsand snakes) // Biol. Lett. 2012. V. 8. P. 665–669.

Iordansky N.N. Structure and biomechanical analysis of functions of the jaw muscles in the lizards // Anat. Anz. 1970. Bd. 127. № 4. S. 383–413.

Ikeda T., Ota H., Saegusa H. A new fossil lizard from the Lower Cretaceous Sasayama Grope of Hyogo Prefecture, Western Honshu, Japan // J. Vertebr. Paleontol. 2015. V. 35. № 1. P. e885032-1– e885032-5.

Jerzykiewicz T. Lithostratigraphy and sedimentary settings of the Cretaceous dinosaur beds of Mongolia // The age of dinosaurs in Russia and Mongolia / Eds M. J. Benton, M.A. Shishkin, D.M. Unwin, E.N. Kurochkin. Cambridge: Univ. Press, 2000. P. 279–296.

Jerzykiewicz T., Currie P.J., Eberth D.A. et al. Djadokhta Formation correlative strata in Chinese Inner Mongolia: an overview of the stratigraphy, sedimentary geology, and paleontology and comparisons with the type locality in the pre-Altai Gobi // Canad. J. Earth Sci. 1993. V. 30. № 10. P. 2180–2195.

Jerzykiewicz T., Russell D.A. Later Mesozoic stratigraphy and vertebrates of the Gobi Basin // Cret. Res. 1991. V. 12. № 4. P. 345–377.

Jollie M.T. The head skeleton of the lizard // Acta Zool. 1960. V. 41. № 1-2. P. 1–64.

Kalandadze N.N., Rautian A.S. Historical zoogeography of terrestrial tetrapods and new method of global palaeogeographical reconstructions // Evolution of the biosphere / Eds A.Yu. Rozanov, P. Vickers-Rich, C. Tassel. Launceston, 1997. P. 95–98 (Records Queen Victoria Mus., Art Gallery Launceston, № 104).

Kearney M. The phylogenetic position of Sineoamphisbaena hexatabularis reexamined // J. Vertebr. Paleontol. 2003. V. 23. № 2. P. 394–403.

Khand Yo., Badamgarav D., Ariunchimeg Ya., Barsbold R. Cretaceous system in Mongilia and its deposital enviroments // Cretaceous environment of Asia / Eds H. Okada, N.J. Mateer. Elsiver Sci., 2000. P. 49–78.

Kielan-Jaworowska Z. Multituberculate succession in the late Cretaceous of the Gobi Desert (Mongolia) // Palaeontol. Pol. 1974. № 30. P. 23–44.

Kielan-Jaworowska Z., Barsbold R. Narrative of the Polish-Mongolian Paleontological Expedition 1967–1971 // Paleontol. Pol. 1972. № 27. P. 5–13.

Kielan-Jaworowska Z., Novacek M.J., Trofimov B.A., Dashzeveg D. Mammals from Mesoszoic Mongolia // The age of dinosaurs in Russia and Mongolia / Eds M.J. Benton, M.A. Shishkin, D.M. Unwin, E.N. Kurochkin. Cambridge: Univ. Press, 2000. P. 573–626.

Klembara J. A new anguimorph lizard from the Lower Miocene of North-West Bohemia, Czech Republic // Palaeontology. 2008. V. 51. Pt 1. P. 81–94.

Kluge A.G. Higher taxonomic categories of gekkonid lizards and their evolution // Bull. Amer. Mus. Natural Hist. 1967. V. 135. Art. 1. P. 1–50.

Kluge A.G. Phylogenetic relationships in the lizard family Pygopodidae: an evaluation of theory, methods and data // Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan. 1976. V. 152. P. 1–72.

Kluge A.G. Cladistic relationships among the Gekkonoidea // Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan. 1987. V. 173. P. 1–54.

Kordikova E.G., Polly P.D., Alifanov V.R., Gunnell G.F. First known occurance of varanoid and scincomorph lizards // The Upper Cretaceous of South-Western Kazakhstan. 3rd World Congress of Herpetology. Abstracts. 1997. Prague. P. 249.

Kordikova E.G., Polly P.D., Alifanov V.R. et al. Small vertebrates from the late Cretaceous and early Tertiary of the Northeastern Aral Sea Region, Kazakhstan // J. Paleontol. 2001. V. 75. № 2. P. 390–400.

Krause D.W., Evans S.E., Gao K. First definitive record of mesozoic lizards from Madagascar // J. Vertebr. Paleontol. 2003. V. 23. № 4. P. 842–856.

Krause D.W., Prasad G.V.R., Koenigswald W. von et al. Cosmopolitanism among Gondwanan Late Cretaceous mammals // Nature. 1997. V. 390. № 6659. P. 504–507.

Lambert O., Godefroit P., Li H. et al. A new species of Protoceratops (Dinosauria, Neoceartopsia) from the late Cretaceous of Inner Mongolia (P.R. China) // Bull. Inst. Royal Sci. Nat. Belgique. Sci. Terre. 2001. V. 71. Suppl. P. 5–28.

Langer M.C. Gilmoreteiidae new family and Gilmoreteius new genus (Squamata, Scincomorpha): replacement names for Macrocephalosauridae Sulimski, 1975 and Macrocephalosaurus Gilmore, 1943 // Comun. Mus. Ciĉn. Tecnol. PUCRS. Ser. Zool. 1998. V. 11. P. 13–18.

Lakjer T. Studien uber die Trigeminus versorgte Kaumuskulatur der Sauropsiden. Copenhagen: Rietzel, 1926. 154 S.

Lee M.S.Y. The phylogeny of varanoid lizards and affinities of snakes // Philosoph. Transact. Royal Soc., London. Ser. Biol. Sci. 1997. V. 352. P. 53–91.

Lee M.S.Y., Caldwell M.W. Adriosaurus and the affinities of mosasaurs, Dolichosaurs, and snakes // J. Paleontol. 2000. V. 74. № 5. P. 915–937.

Lefeld J. The age of mammal containing beds at Bayn Dzak, northern Gobi Desert // Bull. Acad. Pol. Sci. C1. III. Ser. Sci. Geol. Geogr. 1965. V. 13. P. 81–83.

Lefeld J. Geology of the Djadokhta Formation at Bayn Dzak (Mongolia) // Palaeontol. Pol. 1971.

№ 25. P. 101–127.

Leidy J. Descriptions of Emys jeanesi, E. haydeni, Baëna arenosa, and Saniwa ensidens // Proc. Acad. Natural Sci. Philadelphia. 1870. № 1870. P. 123–124.

Leidy J. On the fossil vertebrates of the early Tertiary Formation of Wyoming. Reptiles // Rep. US Geol. Surv. Territories. 1872. V. 1. P. 14–358.

Li J. A new lizard from late Jurassic of Subei, Gansu // Vertebr. PalAsiatica. 1985. V. 23. № 1. P. 13–18.

Li J. Fossil reptiles from Hetaoyuan Formation, Xichuan, Henan // Vertebr. PalAsiatica. 1991a. V. 29. № 3. P. 190–203.

Li J. Fossil reptiles from Zhaili Member, Hedi Formation, Yuanqu, Shanxi // Vertebr. PalAsiatica. 1991b. V. 29. № 4. P. 276–285.

Li J., Xue X. The first appearance of Tinosaurus fossil in the Quaternary // Vertebr. PalAsiatica. 2002. V. 40. № 1. P. 34–41.

Li P., Gao K., Hou L., Xu X. A gliding lizard from the Early Cretaceous of China // PNAS. 2007. V. 104. № 13. P. 5507–5509.

Lillegraven J.A., McKenna M.C. Fossil mammals from the ‘‘Mesaverde’’ Formation // Late ‘‘Cretaceous North American Land-Mammal Ages’’ // Amer. Mus. Novit. 1986. № 2840. P. 1–68.

Lindgren J., Currie Ph. J., Siverson M. et al. The first neoceratopsian dinosaur remains from Europe // Palaeontology. 2007. V. 50. Pt. 4. P. 929–937.

Lindgren J., Everhart M.J., Caldwell M.W. Three-dimensionally preserved integument reveals hydrodynamic adaptations in the extinct marine lizard Ectenosaurus (Reptilia, Mosasauridae). PLoS ONE. 2011. V. 6. №. 11. P. 1–5.

Longrich N.R., Bhullar B,-A., Gauthier J.A. Mass extinction of lizards and snakes at the Cretaceous–Paleogene boundary // PNAS. 2012. V. 109. №. 52. P. 21397–21401.

Lopatin A.V. Early Paleogene Insectivore Mammals of Asia and Establishment of the Major Groups of Insectivora // Paleontol. J. 2006. V. 40. Suppl. 3. P. 205–405.

Lucas S.G. The Psittacosaurus biochron, Early Cretaceous of Asia // Cret. Research. 2006. V. 27. № 2. P. 189–198.

Lucas S.G., Estep J.W. Vertebrate biostratigraphy and biochronology of the Cretaceous of China // Bull. New Mexico Mus. Nat. Hist. Sci. 1998. V. 14. P. 1–20.

Lü J., Ji Sh., Dong Zh. et al. An Upper Cretaceous lizard with a lower temporal arcade // Naturwissenschaften. 2008. T. 95. Bd. 7. P. 663–669.

MacLean W.P. Feeding and locomotor mechanisms of teiid lizards: functional morphology and evolution // Pap. Avulsos Zool. San Paulo. 1974. V. 27. № 15. P. 179–213.

Maidment S.C.R., Porro L.B. Homology of the palpebral and origin of supraorbital ossifications in ornithischian dinosaurs // Lethaia. 2010. V. 43. № 1. P. 95–111.

Maisano J.A., Bell C.J., Gauthier J.A., Rowe T. The osteoderms and palpebral in Lanthanotus borneensis (Squamata: Anguimorpha) // J. Herpetol. 2002. V. 36. № 4. P. 679−682.

Makádi L. Bicuspidon aff. hatzegiensis (Squamata: Scincomorpha: Teiidae) from the Upper Cretaceous Csehbánya Formation (Hungary, Bakony Mts) // Acta Geol. Hungarica. 2006. V. 49. № 4. P. 373–385.

Makádi L. The first known chamopsiid lizard (Squamata) from the Upper Cretaceous of Europe (Csehbánya Formation; Hungary, Bakony Mts) // Ann. Paléontol. 2013. V. 99. P. 261–274.

Makádi L., Nydam R.L. A new durophagous scincomorphan lizard genus from the Late Cretaceous Iharkút locality (Hungary, Bakony Mts) // Palaontol. Z. 2015. T. 89. Bd. 4. S. 925–941.

Makovicky P.J. A Montanoceratops cerorhynchus (Dinosauria: Ceratopsia) braincase from the Horseshoe Canyon Formation of Alberta // Mesozoic vertebrate life: new research inspired by the paleontology of Philip J. Currie / Eds D.H. Tanke, K. Carpenter. Bloomington: Indiana Univ. Press, 2001. P. 243–262.

Makovicky P.J., Norell M.A. Yamaceratops dorngobiensis, a new primitive ceratopsian (Dinosauria: Omithishia) from the Cretaceous of Mongolia // Amer. Mus. Novit. 2006. № 3530. P. 1–12.

Mateer N. Osteology of the Jurassic lizard Ardeosaurus brevipes (Meyer) // Palaeontology. 1982. V. 25. Pt. 3. P. 461–469.

Matthew W.D. Climate and evolution // Ann. New York Acad. Sci. 1915. V. 24. № 2. P. 171–318.

Martin J.E., Mark N. Hutchinson M.N., Meredith R. et al. The Oldest Genus of Scincid Lizard (Squamata) from the Tertiary Etadunna Formation of South Australia // J. Herpetol. 2004. V. 38. № 2. P. 180–187.

Marsh O. Preliminary description of new Tertiary reptiles // Amer. J. Sci. 1872. Ser. 3. № 4. P. 298–309.

Marsh O. Notice of new reptiles from the Laramie Formation // Amer. J. Sci. 1892. № 43. P. 449–453.

Maryańska T. New data on the skull of *Pinacosaurus grangeri* (Ankylosauria) // Palaeontol. Pol. 1971. № 25. P. 45–53.

Maryańska T., Osmólska H. Pachycephalosauria, a new suborder of ornithischian dinosaurs // Palaeontol. Pol. 1974. № 30. P. 45–102.

Maryańska T., Osmólska H. Cranial anatomy of Saurolophus angustirostris with comments on the Asian Hadrosauridae (Dinosauria) // Palaeontol. Pol. 1981. № 42. P. 5–24.

McDowell S.B. The evolution of the tongue of snake, and its bearing on snake origin // Evolutionary Biology. V. 6 / Eds T. Dobzhansky, M. Hecht, W. Steere. New York: Appleton-Century-Crofts, 1972. P. 191–272.

McDowell S.B., Bogert C.M. The systematic position of Lanthanotus and the affinities of the anguinomorphan lizards // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 1954. V. 105. Art. 1. P. 1–105.

Meszoely C. North American fossil anguid lizards // Bull. Mus. Comp. Zool., Harvard. 1970. V. 139. № 2. P. 87–149.

Metzger K. Cranial kinesis in lepidosaurs: skulls in motion // Topics in functional and ecological vertebrate morphology / Eds P. Aerts, K. D'Août, A. Herrel, R. Van Damme. Maastricht: Shaker Publ., 2002. P. 15–46.

Milner A.R., Norman D.B. The biogeography of advanced omithopod dinosaurs (Archosauria: Omithischia) – a cladistic-vicariance model // Proceeding of the Third Symposium on mesozoic terrestrial ecosystems / Eds W.-E. Rief, F. Westfal. Tubingen: Attemmpto Verlag, 1984. P. 145–150.

Miralles A., Glaw F., Fanomezana M. Ratsoavina F.M., Vences M. A likely microendemic new species of terrestrial iguana, genus Chalarodon, from Madagascar // Zootaxa. 2015. V. 3946. № 2. P. 201–220.

Mo J., Xu X., Evans S.E. The evolution of the lepidosaurian lower temporal bar: new perspectives from the late Cretaceous of South China // Proc. Roy. Soc. Ser. B. 2010. V. 277. № 1679. P. 331–336.

Moffart L. The concept of primitiveness and its bearing on the phylogenetic classification of the Gekkota // Proc. Linn. Soc. New South Wales. 1973. V. 97. P. 275–301.

Molnar R.E. The long and honorable history of monitors and their kin // Varanoid lizards of the World / Eds Pianka E.R., King D.R., King R. L. Indianapolis: Indiana University Press, 2004. P.

10–67.

Moody S. Phylogenetic and historical biogeographical relationships of the genera in the Agamidae (Reptilia: Lacertilia). Ph. D. thesis. University of Michigan, 1980. 373 p.

Müller J. Osteology and relationships of Eolacerta robusta, a lizard from the Middle Eocene of Germany (Reptilia, Squamata) // J. Vertbr. Paleontol. 2001. V. 21. № 2. P. 261–278.

Müller J. Early loss and multiple return of the lower temporal arcade in diapsid reptiles // Naturwissenschaften. 2003. T. 90. Bd. 10. S. 473–476.

Nessov L.A. Late Mesozoic amphibians and lizards of Soviet Middle Asia // Acta zool. cracoviensia. 1988. V. 31. № 14. P. 475–486.

Noonan B.P., Chippindale P.T. Vicariant origin of Malagasy reptiles supports Late Cretaceous Antarctic Land Bridge // Amer. Naturalist. 2006. V. 168. № 6. P. 730–741.

Noonan B.P., Sites Jr.J.W. Tracing the origins of iguanid lizards and boine snakes of the Pacific // Amer. Naturalist. 2010. V. 175. № 1. P. 61–72.

Norell M.A., Clark J.M., Chiappe L.M. et al. A nesting dinosaur // Nature. 1995. V. 378. № 6559. P. 774–776.

Norell M.A., Clark J.M., Dashzeveg D. et al. A theropod dinosaur embryo and the affinities of the Flaming Cliffs dinosaur eggs // Science. 1994. V. 266. № 5186. P. 779–782.

Norell M.A., Gao K. Braincase and phylogenetic relationships of Estesia mongoliensis from the Late Cretaceous of the Gobi Desert and the recognition of a new clade of lizards // Amer. Mus. Novit. 1997. № 3211. P. 1–25.

Norell M.A., Gao K., Conrad J. A new platynotan lizard (Diapsida: Squamata) from the Late Cretaceous Gobi Desert (Ömnögov), Mongolia // Amer. Mus. Novit. 2007. № 3605. P. 1–22.

Norell M.A., McKenna M.C., Novacek M.J. Estesia mongoliensis, a new fossil varanoid from the Late Cretaceous Barun Goyot Formation of Mongolia // Amer. Mus. Novit. 1992. № 3045. P. 30–45.

Nopcsa F. von. The genera of reptiles // Palaeobiologica. 1928. V. 1. P. 163–188.

Norman D.B. On the ornithischian dinosaur Iguanodon bernissartensis from Belgium // Mem. Inst. Royal Sci Nat. Belgique. 1980. V. 178. P. 1–103.

Norman D.B., Sues H.-D. Ornithopods from Kazakhstan, Mongolia and Siberia // The age of dinosaurs in Russia and Mongolia / Eds M. Benton, M.A. Shishkin, D.M. Unwin, E.M. Kurochkin. Cambridge: Univ. Press, 2000. P. 462–479.

Northcutt R.G. Forebrain and midbrain organization in lizards and its phylogenetic significance // Behavior and neurology of lizards. An interdisciplinary colloquium / Eds N. Greenberg, P.D. MacLean. Rockville: Nat. Inst. Mental Health, 1978. P. 11–64.

Nydam R.L. A new taxon of helodermatid-like lizard from the Albian–Cenomanian of Utah // J. Vertebr. Paleontol. 2000. V. 20. № 2. P. 285–294.

Nydam R.L. Lizards of the Mussentuchit local fauna (Albian-Cenomanian boundary) and comments on the evolution of the Cretaceous lizard fauna of the North America // J. Vertebr. Paleontol. 2002. V. 22. № 3. P. 645–660.

Nydam R. Squamates from the Jurassic and Cretaceous of North America // Palaeobio. Palaeoenv. 2013. V. 93. № 4. P. 535–565.

Nydam R.L., Cifelli R.L. A new teiid lizard from the Cedar Mountain Formation (Albian-Cenomanian boundary) of Utah // J. Vertebr. Paleontol. 2002. V. 22. № 2. P. 276–285.

Nydam R.L., Eaton J.G., Sankey J. New taxa of transversely-toothed lizards (Squamata: Scincomorpha) and new information on the evolutionary history of “teiids” // J. Paleontol. 2007. V. 81. № 3. P. 538–549.

Oelrich T.M. Anatomy of the head of Ctenosaura pectinata (Iguanidae). Ann Arbor: Mus. Zool. 1956. 122 pp. (Misc. Publicatn. Mus. Zool. Univ. Michigan. V. 94).

Olson E.C. Community Evolution and the origin of mammals // Ecology. 1966. V. 47. № 2. P. 291–302.

Osborn H.F. On the primary division of the Reptilia into two sub-classes Synapsida and Diapsida // Science. 1903a. V 17. № 424. P. 275–276.

Osborn H.F. The reptilian subclasses Diapsida and Synapsida and the early history of the Diaptosauria // Mem. Amer. Mus. Nat. Hist. 1903b. V. I. Pt. 8. P. 451–519.

Osborn H.F. Reclassification of the Reptilia // Amer. Naturalist. 1904. V. 38. № 446. P. 93–115.

Ősi A., Butler R.J., Weishampel D.B. A late Cretaceous ceratopsian dinosaur from Europe with Asian affinities // Nature. 2010. V. 465. № 7297. P. 466–468.

Osmólska H. The late Cretaceous vertebrate assemblages of the Gobi Desert, Mongolia // Mem. Soc. Geol. France. 1980. V. 139. P. 145–150.

Osmólska H. Were the Mongolian "fighting dinosaurs" really fighting? // Revue Paléobiol. 1993. Special V. 7. P. 161–162.

Ostrom J. The osteology of Compsognathus longipes Wagner // Zitteliana. 1978. V. 4. S. 73–

118.

Owen R. Odontography. L.: Bailliere, 1840–1845. V. 1, 2. 655 p.

Owen R. On some fossil reptilian and mammalian remains from the Purbecks // Quarter. J. Geol. Soc., London. 1854. V. 10. P. 420–433.

Owen R. Description of some remains of a gigantic land lizard *(Megalania prisca* Owen) from Australia // Phil. Trans. Roy. Soc., London. 1864. V. 149. P. 43–48.

Park J., Evans S.E., Huh M. The first lizard fossil (Reptilia: Squamata) from the Mesozoic of South Korea // Cret. Res. 2015. V. 55. P. 292–302.

Pianka E.R. Structure of lizard communities // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1973. V. 4. P. 53–74.

Pianka E.R. Niche relations of desert lizards // Ecology and evolution communities // Eds M. Cody, J.M. Diamond. Cambridge: Harvard Univ. Press, 1975. P. 292–314.

Pol D., Norell M.A. A new crocodyliform from Zos Canyon, Mongolia // Amer. Mus. Novit. 2004. № 3445. P. 1–36.

Polcyn M.J., Jacobs L.L., Araújo R. Physical drivers of mosasaur evolution // Palaeogeography, Palaeoclimatol. Palaeoecol. 2014. V. 400. P. 17–27.

Popov S.V., Akhmetiev M.A., Bugrova E.M. et al. Biogeography of the Northern Peri-Tethys from the Late Eocene to the Early Miocene. 1. Early Eocene // Paleontol. J. 2001. V. 35. suppl. l. P. 1–68.

Popov S.V., Akhmetiev M.A., Bugrova E.M. et al. Biogeography of the Northern Peri-Tethys from the Late Eocene to the Early Miocene. 2. Early Oligocene // Paleontol. J. 2002. V. 36. Suppl. 3. P. 185–259.

Prasad G.V.R., Bajpai S. Agamid lizards from the Early Eocene of Western India: Oldest Cenozoic lizards from South Asia // Palaeontol. Electronica. 2008. V. 11. № 1. P. 1–19.

Pregill G.K., Gautier J.A., Greene H.G. The evolution of helodermatid squamates, with description of a new taxon and an overview of Varanoidea // Transact. San Diego Soc. Natural Hist. 1986. V. 21. № 11. P. 167–202.

Presch W. A survey of the dentition of the macroteiid lizards (Teiidae; Lacertilia) // Herpetologica. 1974. V. 30. № 4. P. 344–349.

Presch W. The lizard family Teiidae: Is it a monophyletic group? // Zool. J. Linn. Soc. 1983. V. 77. № 2. P. 189–197.

Presch W. Phylogenetic relationships of the Scincomorha // Phylogenetic relationships within lizard families. Essays commemorating Charles L. Camp / Eds R. Estes, G. Pregill. Stanford: Stanford Univ. Press, 1988. P. 471–492.

Prieto-Márquez A. Global historical biogeography of hadrosaurid dinosaurs // Zool. J. Linn. Soc. 2010. V. 159. № 2. P. 503–525.

Prieto-Márquez A., Dalla Vecchia F.M., Gaete R., Galobart Á. Diversity, relationships, and biogeography of the lambeosaurine dinosaurs from the European archipelago, with description of the new aralosaurin Canardia garonnensis // PLoS ONE. 2013a. V. 8. № 7. P. 1–43.

Prieto-Márquez A., Wagner J.R. The 'unicorn' dinosaur that wasn't: a new reconstruction of the crest of Tsintaosaurus and the early evolution of the lambeosaurine crest and rostrum // PloS ONE. 2013b. V. 8. № 11. P. 1–20.

Prothero D., Estes R. Late Jurassic lizards from Como Bluff, Wyoming, and their palaeobiogeographic significance // Nature. 1980. V. 286. № 5772. P. 484–486.

Pyron A., Burbrink F.T., Wiens J.J. A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes // BMC Evol. Biol. 2013. V. 13. P. 1–93.

Rage J.-C. La phylogenie des lepidosauriens (Reptilia): une approche cladistique // C.R. Hebd. Seanc. Acad. Sci., Paris. 1982. № 294. P. 563–566.

Rage J.-C. Relationships of the Malagasy fauna during the Late Cretaceous: Northern or Southern routes // Acta Palaeontol. Pol. 2003. V. 48. № 4. P. 661–662.

Rage J.-C., Bailon S. Amphibians and squamate reptiles from the late early Miocene (MN 4) of Béon 1 (Montré al-du-Gers, southwestern France) // Geodiversitas. 2005. V. 27. № 3. P. 413–441.

Rana R.S., Augé M., Folie A. et al. High diversity of acrodontan lizards in the Early Eocene Vastan lignite mine of India // Geol. Belgica. 2013. V. 16. № 4. P. 290–301.

Rees J. An Early Cretaceous scincomorph lizard dentary from Bornholm, Denmark // Bull. Geol. Soc. Denmark. 2000. V. 48. P. 105–109.

Reisz R.R., Berman D.S., Scott D. The anatomy and relationships of the Lower Permian reptile Araeoscelis // J. Vertebr. Paleontol. 1984. V. 4. № 1. P. 57–67.

Reynoso V.-H. Huehuecuetzpalli mixtecus gen. et sp. nov: A basal squamate (Reptilia) from the Early Cretaceous of Tepexi de Rodríguez, Central México // Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. 1998. V. 353. № 1367. P. 477–500.

Reynoso V.-H., Callison G. A new scincomorph lizard from the early Cretaceous of Puebla, México // Zool. J. Linn. Soc. 2000. V. 130. № 2. P. 183–212.

Richter A. Lacertilia aus der Unteren Kreide von Uña und Galve (Spanien) und Anoual (Marokko) // Berlinner geowiss Abh. 1994. Bd. 14. 147 S.

Richter A., Wings O., Pfretzschner H.-U., Martin Th. Late Jurassic Squamata and possible Choristodera from the Junggar Basin, Xinjiang, Northwest China // Palaeobiol. Palaeoenv. 2010. V. 90. 3. P. 275–282.

Rieppel O. The phylogeny of cranial kinesis in lower vertebrates, with special reference to the Lacertilia // N. Jb. Geol. Paleontol. Abh. 1978a. Bd. 156. № 3. S. 353–370.

Rieppel O. Streptostyly and muscle function in lizards // Experientia. 1978b. V. 34. P. 776–777.

Rieppel O. The trigeminal jaw adductor musculature of Tupinambis, with comments on the phylogenetic relationships of the Teiidae (Reptilia, Lacertilia) // Zool. J. Linn. Soc. 1980a. V. 69. № 1. P. 1–29.

Rieppel O. The phylogeny of anguinomorph lizards. Basel, Boston, Stuttgart: Birkhauser Verlag, 1980b. S. 1–86 (Denkschriften Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft. Bd. 94).

Rieppel O. The skull and jaw adductor musculature in some burrowing scincomorph lizards of the genera Acontias, Typhlosaurus and Feylinia // J. Zool., London. 1981. V. 195. № 4. P. 493–528.

Rieppel O. The structure of the skull and jaw adductor musculature in the Gekkota, with comments on the phylogenetic relationships of the Xantusiidae (Reptilia: Lacertilia) // Zool. J. Linn. Soc. 1984a. V. 82. № 3. P. 291–318.

Rieppel O. The cranial morphology of the fossorial lizard genus Dibamus with a consideration of its phylogenetic relationships // J. Zool., London. 1984b. V. 204. № 4. P. 289–327.

Rieppel O. The classification of the Squamata // The phylogeny and classification of the tetrapods. V. 1. Amphibians, Reptiles, Birds / Ed. M.J. Benton. Oxford: Clarendon Press, 1988. P. 259–293.

Rieppel O. Turtles as diapsid reptiles // Zool. Scripta. 2000a. V. 29. № 3. P. 199–212.

Rieppel O. The braincases of mosasaurs and Varanus, and the relationships of snakes // Zool. J. Linn. Soc. 2000b. P. 129: P. 489–514.

Rieppel O., de Braga M. Turtles as diapsid reptiles // Nature. 1996. V. 384. № 6608. P. 453–455.

Rieppel O., Grande L. The anatomy of the fossil varanid lizard Saniwa ensidens Leidy, 1870, based on a newly discovered complete skeleton // J. Paleontol. 2007. V. 81. № 4. 2007. P. 643–665.

Robinson P.L. The evolution of the Lacertilia // Problèmes actuels de palaéontologie (évolution des vertébrés) // Coll. Intern. CNRS. 1967. № 163. P. 395–40.

Robinson P.L. How Sphenodon and Uromastyx grow their teeth and use them // Morphology and biology of reptiles / Eds A. d'A. Bellairs, C.B. Cox. L.: Academic Press, 1976. P. 43–64 (Linn. Soc. Symp. Ser. 3).

Roček Z. Lizards (Reptilia, Sauria) from the Lower Miocene locality Dolnice (Bohemia, Czechoslovakia) // Rozpravy Ceskoslovenske Akademie ved. R. 94. S. I. Praha: Akademia. 1984.69 s.

Romer A.S. Osteology of the reptiles. Chicago: Univ. Press, 1956. 772 p.

Rossmann T. Geiseltaliellus longicaudus Kuhn (Lacertilia: Iguania, Iguanoidea) aus dem Eozän von Mitteleuropa: Neue Erkenntnisse zur Paläobiologie und Paläobiogeographie // N. Jb. Geol. Paläontol., Abh. 2001. T. 221. Bd. 1. P. 1–33.

Russell D.A. Systematics and morphology of american mosasaurs // Bull. Peabody Mus. Natural Hist. 1967. V. 23. P. 1–241.

Russell D.A. The role of Central Asia in dinosaurian biogeography // Can. J. Earth Sci. 1993. V. 30. № 10-11. P. 2002–2013.

Sampson S.D. Two new horned dinosaurs from the Upper Cretaceous Two Medicine Formation of Montana; with a phylogenetic analysis of the Centrosaurinae (Ornithischia: Ceratopsidae) //J. Vertebr. Paleontol. 1995. V. 15. № 4. P. 743–760.

Sampson S.D., Witmer L.M., Forster C.A. et al. Predatory dinosaur remains from Madagascar: Implications for the Cretaceous biogeography of Gondwana// Science. 1998. V. 280. № 5366. P. 1048–1051.

Savage J.M. The iguanid lizard genera Urosaurus and Uta with remarks on related genera // Zoologica. 1958. V. 43. № 2. P. 41–54.

Schulte J.A., Valladares J.P., Larson A. Phylogenetic relationships within Iguanidae inferred using molecular and morphological data, and a phylogenetic taxonomy of iguanian lizards // Herpetologica. 2003. V. 59. № 4. P. 399–419.

Schwenk K. Comparative morphology of the lepidosaur tongue and its relevance to squamate phylogeny // Phylogenetic relationships within lizard families. Essays commemorating Charles L. Camp / Eds R. Estes, G. Pregill. Stanford: Stanford Univ. Press, 1988. P. 569–598.

Seiffert J. Upper Jurassic lizards from Central Portugal // Mem. Serv. Geol. Portugal, 1973. V. 22. P. 1–85.

Sereno P.S. The fossil record, systematics and evolution of pachycephalosaurs and ceratopsians from Asia // The Age of dinosaurs in Russia and Mongolia / Eds M.J. Benton, M.A. Shishkin, D.M. Unwin, E.N. Kurochkin. Cambridge: Univ. Press, 2000. P. 480–516.

Shilin P.V. Cretaceous flora of Tyulikili, Northeastern Priaralye, Kazakhstan // Bull. New Mexico Mus. Natural Hist. Sci. 1998. №. 14. P. 95–103.

Shuvalov V.F. The stratigraphy and palaeobiogeography of Mongolia // The age of dinosaurs in Russia and Mongolia / Eds M. J. Benton, M.A. Shishkin, D.M. Unwin, E.N. Kurochkin. Cambridge: Univ. Press, 2000. P. 256–278.

Siebenrock F. Zur kenntnis des kopfskelettes des scincoiden, anguiden und gerrhosauriden // Ann. Naturhist. Mus. Wien. 1892. Bd. 3. S. 163–196.

Siebenrock F. Das skelet der Agamidae // Wien: Sitzungsber. Akad. Wiss, 1895. Bd. 104. S. 1089–1196.

Simões T.R. Redescription of Tijubina pontei, an Early Cretaceous lizard (Reptilia; Squamata) from the Crato Formation of Brazil // An. Acad. Brasil. Ciênc. 2012. V. 84. № 1. P. 79–93.

Simões T.R., Caldwell M.W., Kellner A.W.A. A new Early Cretaceous lizard species from Brazil, and the phylogenetic position of the oldest known South American squamates // J. Syst. Palaeontol. 2015. V. 13. № 7. P. 601–614.

Simões T.R., Caldwell M.W., Nydam R.L., Jiménez-Huidobro P. Osteology, phylogeny, and functional morphology of two Jurassic lizard species and the early evolution of scansoriality in geckoes // Zool. J. Linn. Soc. 2017. V. 180. № 1. P. 216–241.

Simões T.R., Wilner E., Caldwell M.W., Weinschu L.C., Kellner A.W.A. A stem acrodontan lizard in the Cretaceous of Brazil revises early lizard evolution in Gondwana // Nature Communication. 2015. P. 1–8.

Smirina E.M., Ananjeva N.B. Growth layers in bones and acrodont teeth of the agamid lizard *Laudakia stoliczkana* (Blanford, 1875) (Agamidae, Sauria) // Amphibia-Reptilia. 2007. V. 28. № 2. P. 193–204.

Smith K.K. Mechanical significance of streptostyly in lizards // Nature. 1980. V. 283. № 5749. P. 778–779.

Smith K.K. An electromyographical study of the function of jaw adducting muscles in Varanus exanthematicus // J. Morphol. 1982. V. 173. № 2. P. 137–158.

Smith K.K., Hylander W.L. Strain gauge measurements of mesokinetic movement in the lizard Varanus exanthematicus // J. Exptl. Biol. 1985. V. 114. P. 53–70.

Smith K.T., Bhullar B.-A. S., Holroyd P.A. Earliest African record of the Varanus stem clade (Squamata: Varanidae) from the early Oligocene of Egypt // J. Vertebr. Paleontol. 2008. V. 28. № 3. P. 909–913.

Smith K.T., Schaal S.F.K., Wei S. et al. Acrodont iguanians (Squamata) from the Middle Eocene of the Huadian basin of Jilin province, China, with a critique of the taxon “Tinosaurus” // Vertebr. PalAsiatica. 2011. V. 49. № 1. P. 69–84.

Sues H.-D., Averianov A. A new basal hadrosauroid dinosaur from the late Cretaceous of Uzbekistan and the early radiation of duck-billed dinosaurs // Proc. R. Soc., London. Ser. B. 2009. V. 276. № 1667. P. 2549–2555.

Sulimski A. Adamisaurus magnidentatus n. gen. et n. sp. (Sauria) from the Upper Cretaceous of Mongolia // Palaeontol. Pol. 1972. № 27. P. 33–40.

Sulimski A. Macrocephalosauridae and Polyglyphanodontidae (Sauria) from the Late Cretaceous of Mongolia // Palaeontol. Pol. 1975. № 33. P. 25–102.

Sulimski A. New data on the genus Adamisaurus Sulimski, 1972 (Sauria) from the Upper Cretaceous of Mongolia // Palaeontol. Pol. 1978. № 38. P. 43–56.

Sulimski A. New Cretaceous scincomorph lizard from Mongolia // Palaeontol. Pol. 1984. № 46. P. 143–155.

Sullivan R.M. Revision of the Paleogene genus Glyptosaurus (Reptilia, Anguidae) // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 1979. V. 163. P. 1–72.

Sullivan R.M. Parophisaurus pawneensis (Gilmore 1928) new genus of anguid lizard from the middle Oligocene of North America // J. Herpetol. 1987. V. 21. P. 115–133.

Sullivan R.M., Augé M. Redescription of the holotype of Placosaurus rugosus Gervais 1848–1852 (Squamata, Anguidae, Glyptosauridae) from the Eocene of France and a revision of the genus // J. Vertebr. Paleontol. 2006. V. 26. № 1. P. 127–132.

Suzuki D., Weishampel D.B., Minoura N. Nipponosaurus sachaliensis (Dinosauria; Ornithopoda): Anatomy and systematic position within Hadrosauridae // J. Vertebr. Paleontol. 2004. V. 24. № 1. P. 145–164.

Swisher C.C., Wang X., Zhou Zh. et al. Further support for a Cretaceous age for the feathered-dinosaur beds of Liaoning, China: New 40Ar / 39Ar dating of the Yixian and Tuchengzi Formations // Chinese Sci. Bull. 2002. V. 47. №. 2. P. 136–139.

Tałanda M. Cretaceous roots of the amphisbaenian lizards // Zool. Scripta. 2016. V. 45. № 1. P. 1–8.

Throckmorton G.S. Oral food processing in two herbivorous lizards, Iguana iguana (Iguanidae) and Uromastix aegiptius (Agamidae) // J. Morphol. 1976. V. 148. № 3. P. 363–390.

Throckmorton G.S. Action of the pterygoideus muscle during feeding in the lizard *Uromastix aegyptius* (Agamidae) // Anat. Rec. 1978. V. 190. № 2. P. 217–222.

Throckmorton G.S. Feeding behaviour and cranial kinesis in the agamid lizard, Amphibolurus barbatus // J. Morphol. 1980. V. 196. № 3. P. 759.

Throckmorton G.S., Clarke L.S. Intracranial joint movements in the agamid lizard Amphibolurus barbatus // J. Exptl. Zool. 1981. V. 216. № 1. P. 25–35.

Townsend T.M., Larson A., Louis E. et al. Molecular phylogenetics of Squamata: the position of snakes, amphisbaenians, and dibamids, and the root of the squamate tree // Syst. Biol. 2004. V. 53. № 5. P. 735–757.

Tupi-Caldas J.L. Contribuçao ao estudo do fossil da Alemôa. Municipío de Santa Maria, Rio Grande do Sul // Curso Geral de Mineralogia e Geologia, apicata ao Brasil. Second edition / Ed. J.L. Tupi-Caldas. Porto Alegre: Livaria do Globo, 1833. P. 333–339.

Underwood G. On lizards of the family Pygopodidae, a contribution to the morphology and phylogeny of the Squamata // J. Morphol. 1957. V. 100. № 2. P. 207–268.

Underwood G. A modern appreciation of Camp's "Classification of the lizards". Introduction to facsimile reprint o Camp, C., Classification of the lizards // Fac. Repr. Herpetol. Soc. Stud. Amphib. Rept. 1971. P. 7–17.

Valencia J., Covacevich V., Marshall L. et al. Registro fossil mas antiguo de la familia Teiidae de la formacion de Colimapu (cretaceo temprano) en las termas del Flaco Chile central // II Congress de Latinoamer. herpetologia (Libro de resumenes). Merida, 1990. S. 75.

Valentine J.W. Niche diversity and niche size patterns in marine fossils // J. Paleontol., 1969. V. 43. № 4. P. 905–915.

Van Itterbeeck J., Bolotsky Yu., Bultynck P. et al. Stratigraphy, sedimentology and palaeoecology of the dinosaur-bearing Kundur section (Zeya-Bureya basin, Amur Region, Far Eastern Russia) // Geol. Mag. 2005. V. 142. № 6. P. 735–750.

Venczel M., Codrea V.A. A new teiid lizard from the Late Cretaceous of the Haţeg Basin, Romania and its phylogenetic and palaeobiogeographical relationships // J. Syst. Palaeontol. 2016. V. 14. № 3. P. 1–19.

Versluys J. Streptostylie bei Dinosauriern, nebst Bemerkungen ьber Verwandschaft der Vogel und Dinosaurier // Zool. Jb. Anat. 1910. Bd. 30. S. 75–260.

Versluys J. Das streptostylie problem und die bewegungen im Schдdelbei Sauropsiden // Zool. Jb. Suppl. 2. 1912. № 15. S. 545–716.

Vidal N., Hedges S.B. The phylogeny of squamate reptiles (lizards, snakes, and amphisbaenians) inferred from nine nuclear protein-coding genes // C.R. Biologies. 2005. V. 328. № 10–11. P. 1000–1008.

Vidal N., Hedges S.B. The molecular evolutionary tree of lizards, snakes, and amphisbaenians // C.R. Biologies 2009. V. 332. № 2-3. P. 129–139.

Vinton K.W. Origin of life on the Galapagos Islands // Amer. J. Sci. 1951. V. 249. № 5. P. 356–376.

Wang Y., Evans S.E. A gravid lizard from the Cretaceous of China and the early history of squamate viviparity // Naturwissenschaften. 2011. T. 98. Bd. 9. S. 739–743.

Weishampel D.B., Horner J.R. Hadrosauridae // The Dinosauria / Eds D. Weishampel, P. Dodson, H. Osmolska. Berkely, Los Angeles, Oxford: Univ. California Press, 1990. P. 534–561.

Whiteside D.I. The head skeleton of the Rhaetian sphenodontid Diphydontosaurus avonis gen. et sp. nov., and the modernising of a living fossil // Phil. Trans R. Soc., London. Ser. B. 1986. V. 312. № 1156. P. 379–430.

Williston S.W. The phylogeny and classification of reptiles // J. Geol. 1917. V. 25. № 5. P. 411–421.

Williston S.W. The osteology of reptiles. Cambrige, 1925. 300 p.

Witten G.J., Moody S.M. Suborder Rhiptoglossa as a concept illuminating lepidosaurian relatioships // Third Word Congress of herpetology (Abstracts) / Eds Z. Roček, S. Hart. Prague, 1997. P. 228–229.

Wu X., Brinkmann D.B., Russell A.P. et al. Oldest known amphisbaenian from the Upper Cretaceous of Chinese Inner Mongolia // Nature. 1993. V. 366. № 6450. P. 57–59.

Wu X., Brinkmann D.B., Russell A.P. Sineoamphisbaena hexatabularis, an amphisbaenian (Diapsida, Squamata) from the Upper Cretaceous redbeds at Bayan Mandahu (Inner Mongolia, People's Republic of China), and comments on the phylogenetic relationships of the Amphisbaenia // Can. J. Earth Sci. 1996. V. 33. № 4. P. 541–577.

Xu X., Forster C.A., Clark J.M. et al. A basal ceratopsian with transitional features from the late Jurassic of northwestern China // Proc. Roy. Soc. Ser. B. 2006. V. 273. № 1598. P. 2135–2140.

Xu X., Makovicky P.J., Wang X. et al. Ceratopsian dinosaur from China and the early evolution of Ceratopsia // Nature. 2002. V. 416. № 6878. P. 314–317.

Yi H., Norell M.A. New materials of Estesia mongoliensis (Squamata: Anguimorpha) and the evolution of venom grooves in lizards // Amer. Mus. Novit. 2013. № 3767. P. 1–31.

You H., Dodson P. Basal Ceratopsia // The Dinosauria: Second edition / Eds D. Weishampel, P. Dodson, H. Osmolska. Berkely, Los Angeles, London: Univ. California Press, 2004. P. 478–493.

You H., Dong Z. A new protoceratopid (Dinosauria: Neoceratopsia) from the late Cretaceous of Inner Mongolia, China // Acta Geol. Sinica. 2003. V. 77. № 3. P. 299–303.

Young C. On a new Lacertilia from Chingning, Chekiang, China // Sci. Rec. 1959. № 3. P. 520–523.

Young C. On two new fossil lizards of China // Vertebr. PalAsiatica. 1961. № 2. P. 115–120.

Young C. On a Mesozoic lizard from Kanhsien, Kiangsi // Vertebr. PalAsiatica. 1973. V. 11. № 1. P. 44–45.

Zangerl R. Contributions to the osteology of the skull of the Amphisbaenidae // Amer. Midl. Natur. 1944. V. 33. № 2. P. 417–454.

Zherichin V.V. Possible evolutionary effects of ecological crisis: paleontological and contemporary data // Aerial Pollution in Kola Peninsula. Proc / Eds M.V. Kozlov, E. Haukioja, V.T. Yarmishko. Int. Workshop, April 14–16, 1992, St.-Petersburg, Apatity: Kola Scientific Centre, 1993. P. 53–60.

ПРИЛОЖЕНИЕ 1. МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ЯЩЕРИЦ В МОНГОЛИИ И В АЗИАТСКИХ СТРАНАХ СНГ

Раздел дополняет содержание диссертации, особенно глав III и IV, где представлена основная часть иллюстраций. В приложении приведены краткие сведения по истории и проблемам изучения местонахождений ящериц на территории России, азиатских стран СНГ и Монголии.

Юра (рис. 179)

Ч а н г е т (К ы р г ы з с т а н). Местонахождение расположено на правом берегу реки Чангет, в 150 км вниз по течению от устья ручья Акчангыл (Ошская обл.). Оно открыто П.В. Фёдоровым в 1989 г. (Фёдоров, Несов, 1992). Костеносные отложения представляют собой глинистые алевролиты балабансайской свиты (келловей, средняя юра).

В слоях балабансайской свиты в районе г. Ташкумыр (Джалалабадской обл.) указаны обильные находки позвоночных, включая амфибий (лабиринтодонт Ferganobatrachus riabini Nessov, 1990), черепах (Xinjiangchelys tianshanensis Nessov, 1995), крокодилов (Sunosuchus sp.), птерозавров (Rhamphorhynchidae indet.), динозавров (завропод Ferganasaurus versilini Alifanov et Averianov, 2003; тероподы, стегозавры, возможно, орнитоподы, пахицефалозавр Ferganocephale adentculatum Averianov et al., 2005) и млекопитающих (докодонт Tashkumyrodon desideratus Martin et Averianov, 2004).

Единственная находка ящериц в Чангете – Changetisaurus estesi Nessov, 1992 (Paramacellodidae, Scincomorpha). Это череп с нижней челюстью, изолированными остеодермами и элементами посткраниального скелета.

М и х а й л о в к а (К а з а х с т а н). Богатое остатками флоры и насекомых местонахождение расположено в южной части страны: в 100 км северо-восточнее г. Чимкента (Чимкентская обл.), близ дер. Михайловка (Кочкарата). Открыто в 1921 г. геологами из г. Санкт-Петербурга. Костеносные отложения относятся к свите карабастау, датируемой поздней юрой (оксфорд–киммеридж). Сведения о первой находке позвоночного (птерозавр) из Михайловки представил в 1933 г. М.А. Веденяпин.

Среди тетрапод из Каратау описаны хвостатая амфибия Karaurus sharovi Ivachnenko, 1978 (Karauridae), черепаха Yaxartemis longicauda Ryabinin, 1948 (?Thalassemydidae), крокодил Karatausuchus sharovi Efimov, 1976 (?Atoposauridae), птерозавры Sordes pilosus Sharov, 1971 (Scaphognathidae) и Batrachognathus volans Riabinin, 1948 (Anurognathidae). Образец ящерицы Sharovisaurus karatauensis Hecht et Hecht, 1984 (Paramacellodidae, Scincomorpha) в виде отпечатка скелета в обрамлении костных чешуй на плитке породы обнаружил А.Г. Шаров.

Рис. 179. Основные местонахождения ископаемых ящериц на территории азиатской части СНГ.

Нижний мел (рис. 179, 180)

Ч а н г е т II (К ы р г ы з с т а н). Местонахождение открыто в 1988 г. П.В. Фёдоровым на правом берегу ручья Ачисай, в 550 м выше выхода его в долину р. Чангет, на северо-востоке Ферганской впадины (Кыргызстан, Ошская обл.). Позвоночные встречаются в песчаниках верхней части ходжиабадской свиты (берриас–готерив). Они включают плотное скопление панцирей мелких черепах в сочетании с остатками динозавров (Ornithopoda indet.; Theropoda indet.). Л.А. Несов (1997) сообщал о находке двух фрагментарных скелетов ящериц (Lacertilia indet.: Аверьянов, Фёдоров, 2004). Судя по строению костей височных дуг, одна из ящериц принадлежит представителю Ardeosauridae gen. indet. (Scincomorpha).

М о г о й т о (Р о с с и я). Местонахождение расположено на западном берегу Гусиного озера в Забайкалье (Бурятия), в 110 км юго-западнее г. Улан-Удэ. Первые сборы сделаны в 1931 г. П.М. Клевенским. В 1960-е и 1970-е гг. местонахождение неоднократно посещали геологи и палеонтологи, в том числе А.К. Рождественский (1973). Позднее палеонтологи из Санкт-Петербурга проводили на местонахождении промывку породы в течение нескольких сезонов (Averianov et al., 2003; Averianov, Scutschas, 2009), принесшую дополнительные сборы.

В Могойто выходят отложения (серые и жёлтые пески) муртойской свиты, которую традиционно датировали неокомом. По данным палеонтологических находок, возраст

свиты скорректирован до баррем–апта (Несов, Старков, 1992; Несов, 1995, 1997). В местонахождении известны черепахи (Macrobaenidae: Kirgizemys dmitrievi Nessov et Khosatzky, 1981), хористодеры (Khurenduchosaurus bajkalensis Efimov, 1996) и динозавры: завроподы (Titanosauridae indet.), тероподы (Segnosauridae indet., Ornithomimosauria indet., Dromaeosauridae indet.), орнитоподы (?Jeholosauridae indet.) и рогатые динозавры (Psittacosaurus sp.). Млекопитающие представлены эутерием Murtoilestes abramovi Averianov et Scutschas, 2000. Единственная находка верхнечелюстной кости ящерицы определёна как cf. Paramacellodus sp. (Averianov, Scutschas, 1999). Нами она рассматривается как Paramacellodidae gen. indet.

Ш е с т а к о в о. Местонахождение расположено в основании высокого обрыва Шестаковского яра (обнажение 1) на правом берегу р. Кия (приток Чулыма) близ с. Шестаково (Вехнечебулинский район, Кемеровская обл.), где выходят красные глины илекской (шестаковской) свиты. Первая ископаемая находка (части скелета Psittacosaurus [sp.]) была сделана геологом А.А. Моссаковским в 1953 г. В том же году сотрудник Томского университета И.В. Лебедев обнаружил фрагмент черепа. В 1954 г. местонахождение посетил А.К. Рождественский, но из-за затопления костеносной толщи он ограничился геологическим изучением обнажения (Рождественский, 1955, 1960). В 1995 г. при проведении дорожных работ примерно в 2 км на юго-восток от Шестаковского яра строители вскрыли костеносный слой илекской свиты (обнажение 3). В настоящее время из него происходит более десяти скелетов Psittacosaurus sibiricus Voronkevich et Averianov, 2000 (Psittacosauridae).

А.К. Рождественский (1955, 1960, 1973) в разные годы датировал отложения илекской свиты неокомом и апт–альбом. Л.А. Несов (1995, 1997) допускал для них баррем-аптский (возможно, позднеаптский) возраст. Среди современных авторов велик разброс гипотез по возрасту: неоком (Алифанов и др., 1999), баррем–апт (Алифанов, 2012ж), апт–альб (Averianov et al., 2006) и ?поздний апт (Татаринов, Мащенко, 1999). Две последние датировки сомнительны, поскольку комплекс позвоночных в Шестаково содержит заметную долю реликтов. К последним можно отнести мелких крокодилов и тритилодонта, род которого также известен из пограничных юрско–меловых отложений Якутии (Лопатин, Агаджанян, 2008). Наше предварительное исследование находок черепов Psittacosaurus sibiricus Voronkevich et Averianov, 2000 указывает на его филогенетическую близость с Psittacosaurus lujiatunensis Zhou et al., 2006 из серии Джехол в Северо-Восточном Китае. Учитывая всё сказанное, комплекс шестаковских тетрапод может иметь доальбский (скорее всего, баррем–аптский) возраст.

В Шестаково указаны крокодилы (протозухид Tagarosuchus kulemzini Efimov, 1999 и шартегозухид Kyasuchus saevi Efimov et Leshchinskiy, 2000), летающие ящеры (Ornithocheiridae indet.), динозавры (Sauropoda indet., тероподы, пситтакозаврид Psittacosaurus sibiricus Voronkevich et Averianov, 2000; Stegosauridae gen. indet.; Ankylosauridae gen. indet.), птица Mystiornis cyrili Kurochkin et al., 2011, тритилодонт Xenocretosuchus sibiricus Tatarinov et Maschenko, 1999 и млекопитающие (докодонт Sibirotherium rossicus Maschenko et al., 2003, три вида триконодонтов рода Gobiconodon, эупантотерий Kiyatherium cardiodens Maschenko et al., 2002, симметродон Yermakia domitor Lopatin et al., 2005 и др.). Кости ящериц добытые путём промывки породы из основания Шестаковского яра. Они предварительно определены к представителям семейств Xenosauridae indet., Paramacellodidae indet., Scincomorpha indet. (Аверьянов, Файнгерц, 2001). При публикации итогов предварительного изучения этих материалов изображения образцов не приведены.

Х о д ж а к у л ь (У з б е к и с т а н). Местонахождение приурочено к обрывам близ высохшего озера Ходжакуль (Каракалпакстан, Узбекистан), которые обнажают отложения нижней и средней части ходжакульской свиты (поздний апт) к северу от гряды Шейх-Джейли. Обильные сборы позвоночных в 1980 и 1981 гг. на местонахождении провёл Л.А. Несов, который представил результаты их изучения в многочисленных публикациях (Несов, 1985; 1988, 1995; 1997; Gao, Nessov, 1998, и др.).

Возраст установлен по зубам акул и изменён в сторону удревнения (ранее его определяли как сеноман). До находок акул всю ходжакульскую свиту датировали сеноманом. В комплексе тетрапод обнаружены амфибии (Caudata: Horezmia gracile Nessov, 1981; Anura: Mynbulakia nongratis Nessov, 1981; Discoglossidae indet.) и рептилии. Среди последних многочисленны черепахи (Adocidae, Lindholmemydidae, Macrobaenidae, Nanhsiungchelidae, Sinemydidae, Trionychidae, и др.), отмечены крокодилы (Paralligatoridae indet.), летающие ящеры (Ornithocheirus sp., Azhdarchidae indet.) и динозавры нескольких групп, включая Protoceratopidae (Kulceratops kulensis Nessov, 1995, nomen dubium). Известны остатки птиц (?Gruiformes, Horezmavis eocretacea Nessov, 1983) и млекопитающих (эутерий Bobolestes zenge Nessov, 1995).

Ящерицы представлены семействами Ardeosauridae gen. indet., Xenosauridae (Oxia karakalpakensis Nessov, 1985), Hodzhakuliidae (Hodzhakulia magna Nessov, 1985) и Temujiniidae gen. indet. (опред. автора). По составу ходжакульская ассоциация близка к ассоциации ящериц Хобура (Монголия), но обеднена относительно последней. Оба факта не противоречат датированию низов ходжакульской свиты поздним альбом, как ранее предполагал Л.А. Несов.

Т а т а л (М о н г о л и я). Местонахождение расположено в Западной Монголии (аймак Кобдо), в пределах Сангиндалайнурской впалины, в урочище Татал (16 км к северу от г. Баян-Обо-Ула и 70 км и южнее оз. Хиргис-Нур). Первыми в 1970 г. его посетили геологи В.Ф. Шувалов и П. Хозбаяр. Для отложений Татала указывались гурванэрэнская (Хозбаяр, 1973) и цаганцабская свиты (Шувалов, Трусова, 1976) в рамках цаганцабского горизонта. В Татале костеносной является верхняя красноцветная часть толщи (общая мощность до 160 м), которая представлена чередованием слоистых глинистых алевритов и песчаников озёрного генезиса.

Комплекс позвоночных включает остатки птерозавра Dsungaripterus (Phobetor) parvus Bakhurina, 1982 (Dsungaripteridae). В местонахождении также обнаружены фрагментарные остатки завропод, теропод и Psittacosaurus [sp.] (Бахурина, 1983; Bakhurina, Unwin, 1995). Ящерицы представлены фрагментом зубной кости с зубами Bavarisaurs sp. (Bavarisauridae).

О ш и - Н у р у (О о ш, О ш и). Местонахождение расположено примерно в 40 км к северу от хребта Арц-Богдо и в 64 км на запад от местонахождения позднемеловых позвоночных Баин-Дзак, в котловине Ош в Центральной Монголии (Южногобийский аймак). Первыми Оши-Нуру посетили в 1922 г. участники Центральноазиатской экпедициии Американского музея естественной истории (Нью-Йорк).

Отложения протягиваются почти на 13 км с севера на юг и на 24 км с востока на запад, а их мощность доходит до 600 м. В разрезе чередуются аргиллиты, красные песчаники и черные бумажные сланцы. Аргиллиты и песчаники интерпретировались как аллювиальные отложения в предгорьях или у подножия древней горной цепи, а сланцы маркируют озёрную фазу. Породы Оши-Нуру первоначально выделены в формацию оош (Berkey, Morris, 1927). В традиции советских (российских) стратиграфов те же отложения связываются с ундурухинской свитой цаганцабского горизонта (Shuvalov, 2000).

Из местонахождения известен триконодонт Gobiconodon hopsoni Rougier et al., 2001, птерозавр (?Dsungaripterygidae), а также завропод (Asiatosaurus mongoliensis Osborn, 1924, nomen dubium), тероподы нескольких групп, в том числе дейнонихозавр Shanag ashile Turner et al., 2007 и многочисленные пситтакозавры (Psittacosaurus mongoliensis Osborn, 1924) разного индивидуального возраста (Andres, Norell 2005).

Ящерицы представлены одним видом – Norellius nyctisaurops Conrad et Daza, 2015. В первоописании и ранее он классифицировался в кладистическом таксоне Gekkonomorpha (Conrad, Norell, 2006; Conrad, Daza, 2015). По нашим данным, вид принадлежит семейству Ardeosauridae (Scincomorpha).

Рис. 180. Основные местонахождения ранне- (квадрат) и позднемеловых (треугольник) ящериц Монголии.

Рис. 181. Основные местонахождения палеогеновых ящериц на Монголии.

Х о б у р (Х о в у р, Г у ч и н - У с). Местонахождение расположено в Центральной Монголии, в пределах Гучинской депрессии и в бассейне р. Ар-Агуйт-Гол, в 18 км к юго-востоку от сомона Гучин Ус (Увэрхангайский аймак). Оно упоминается в дневниках П.К. Козлова (1946). В 1964 г. его обследовал монгольский геолог П. Хосбаяр. В 1969–1971 гг. Хобур изучали многие отряды ССМПЭ, а в 1970 и 1972 г. ССМГЭ.

Отложения Хобура расположены в пределах обширного нижнемелового поля, сложенного песчано-глинистыми отложениями озёрного и озёрно-речного (дельтового) генезиса. Их суммарная мощность составляет не менее 500 м. В.Ф. Шувалов (1974) параллелизовал отложения местонахождения с распространёнными в Центральной Монголии отложениями хулсынгольской свиты. В настоящее время свита для Хобура не определена и рассматривается в рамках хухтыкского горизонта (апт-альб).

В Хобуре добыты многочисленные беспозвоночные (моллюски, конхостраки, насекомые). Остатки позвоночных исключительно разнообразны. Среди последних установлены земноводные (Anura: Eodiscoossus sp.), черепахи (Macrobaenidae: Changaiemys hoburensis Sukhanov et Narmandakh, 1974; Lindholmemydidae, Mongolemys sp.: Каландадзе, Курзанов, 1974), птерозавры (Ornithocheiridae indet.; Dsungaripteridae indet.), архаичные крокодилы (Edentosuchidae: cf. Edentosuchus sp.; Nothosuchidae: Simosuchus cf. clarki; определения автора) и динозавры, которые включают следующие таксоны: Sauropoda (Titanosauria indet.), Theropoda (?Dromaeosauridae, Segnosauridae, ?Oviraptorosauria, Troodontidae, Allosauroidea indet., Psittacosauridae (Psittacosaurus mongoliensis, Psittacosaurus sp.) и Protoceratopidae indet., ?Jeholosauridae indet., Pachycephalosauridae (опред. автора). Млекопитающие представлены несколькими группами: мультитуберкулятами Eobaatar magnus Kielan-Jaworowska et al., 1987; Eobaatar minor Kielan-Jaworowska et al., 1987; Monobaatar mimicus Kielan-Jaworowska et al., 1987 и Arginbaatar dimitrievae Trofimov, 1980; триконодонтами Gobiconodon borissiaki Trofimov, 1978 и G. hoburensis (Trofimov, 1978); териями Gobiotheriodon infinitus (Trofimov, 1980); Arguimus khosbajari Dashzeveg, 1979; Arguitherium cromptoni Dashzeveg, 1994 и Kielantherium gobiensis Dashzeveg, 1975; эутериями Prokennalestes trofimovi Kielan-Jaworowska et Dashzeveg, 1989 и P. minor Kielan-Jaworowska et Dashzeveg, 1989 (Kielan-Jaworowska et al., 2000).

Особенно многочисленны в Хобуре ящерицы (9 семейств: Dorsetisauridae, Ardeosauridae, Globauridae, Paramacellodidae, Hodzhakuliidae, Eoxantidae, Temujiniidae, Gekkonidae s.l., Xenosauridae). Находки очень трудны для определения в силу их фрагментарности: практически все они – разрозненные кости черепа и посткраниального скелета, в основном челюстные кости с зубами, позвонки и кости конечностей. Основную массу находок хобурских ящериц, видимо, составляют Ardeosauridae.

Верхний мел (рис. 179, 180)

Ш е й х д ж е й л и (У з б е к и с т а н). Обрывы у северного окончания гряды одноимённого хребта (Каракалпакстан). Отложения отнесены к верхам ходжакульской свиты. Фауна позвоночных из Шейхджейли по составу перекликается с местонахождением Ходжакуль (см. выше). В качестве фонового таксона отмечен протоцератопид Asiaceratops salsopaludalis Nessov et Kaznyshkina, 1989, nomen dubium. В отношении сквамат Л.А. Несов (1997) указывает в местонахождении надсемейства Varanoidea и семейств Xenosauridae и Teiidae (cf. Leptochamops sp.), а также змею семейства Pachyophiidae. Однако, судя по представленным изображениям (Несов, 1997), очевидных позднемеловых элементов, например, Teiidae и Varanoidea, в местонахождении нет. Фрагментарность не позволяет сделать достоверное определение в местонахождении каких-либо групп ящериц.

Д ж а р а к у д у к. Местонахождение представляет собой обнажения к северо-востоку от одноимённого посёлка в Узбекистане (Центральные Кызылкумы, междуречье Амударьи и Сырдарьи). Породы относятся к биссектинской свите (ранее тайкаршинская пачка). Первым о находках наземных позвоночных в Джаракудуке сообщил А.Д. Архангельский (1916). Местонахождение не раз посещали полевые отряды геологов и палеонтологов. В период с 1974 по 1994 гг. на нём активно работал Л.А. Несов, а с 1997 г. несколько полевых сезонов провела международная Узбекско-Российская-Британско-Американско-Канадская (URBAC) экспедиция.

В Джаракудуке биссектинская свита сложена глинами и косослоистыми серо-жёлтыми песчаниками (около 100 м мощностью) с прослоями внутриформационных конгломератов. Она залегает с размывом на отложениях кендыктюбинской свиты и перекрыта с небольшим несогласием айтымской свитой. Генезис свиты сложный. Л.А. Несов допускал сочетание в ней солоноводных и континентальных отложений, характерных для приморских низменностей. Находки тетрапод чаще всего представлены фрагментами и изолированными костями черепов и посткраниального скелета. Возраст свиты определяется сеноманом (Архангельский, 1916), поздним туроном (Пятков и др., 1967; Несов, 1995) и турон–коньяком (Несов, 1997). Ныне принят средний–поздний турон. Датирование основано на предварительных определениях ископаемых из морских отложений, в которые врезаны биссектинские отложения.

В Джаракудуке крупной оказалась ассоциация Anura: Gobiates sosedkoi (Nessov, 1981); G. bogatchovi Rocek et Spinar, 1993; G. dzyrakudukensis Rocek et Nessov, 1993; G. frischi Rocek et Nessov, 1993; G. tatarinovi Rocek et Nessov, 1993, G. spinari Rocek et Nessov, 1993; G. asiaticus Rocek et Nessov, 1993; G. kizylkumensis Rocek et Nessov, 1993; G. furcatus

Rocek et Nessov, 1993; Gobiatoides parvus Rocek et Nessov, 1993; Kizylkuma antiqua Nessov, 1981; Aralobatrachus robustus Nessov, 1981; Itemirella cretacea Nessov, 1981; Saevesoederberghia egredia Rocek et Nessov, 1993; Procerobathrachus paulus Rocek et Nessov, 1993; Estesina elegans Rocek et Nessov, 1993. Пресмыкающиеся представлены черепахами (Sinemydidae, Trionychidae, Macrobaenidae, Adocidae, Lindholmemydidae, Chelidridae), крокодилами (Shamosuchus borealis Efimov, 1975; Sh. occidendalis Efimov, 1982; Tadzhikosuchus kizylkumensis Nessov et al., 1989; Zholusuchus procevus Nessov et al., 1989; Zh. angustfrons Nessov et al., 1989), летающими ящерами (Azhdarcho lancicollis Nessov, 1984) и динозаврами. Последние включают представителей многих характерных для позднего мела семейств: Itemirus medullaris Kurzanov, 1976 (?Dromaeosauridae); Caenagnathasia martinsoni Currie et al., 1993 (Caenognathidae); Bissektipelta archibaldi Averianov, 2002 (Ankylosauridae); Turanoceratops tardabilis Nessov et Kaznyshkina, 1989 (Cetratopidae); Levnesovia transoxiana Sues et Averianov, 2009 (Hadrosauridae). В Джаракку-дуке разнообразны птицы: Kizylkumavis kretacea Nessov, 1984; Zhyraornis kashkarovi Nessov, 1984; Zh. logunovi Nessov, 1992; Lenesornis maltshevskyi Nessov, 1986; Sazavis prisca Nessov, 1989; Enantiornis walker Nessov et Panteleev, 1993; E. martini Nessov et Panteleev, 1993 (Enantiornithes); Platanavis nana Nessov, 1992; Kuszholia menge Nessov, 1992 (Aves incertae sedis). Млекопитающие также многочисленны: Shalbaatar bakht Nessov, 1997 (Multituberculata), Deltatherus kizylkumensis (Nessov, 1993), Marsasia aenigma Nessov, 1997 (Metatheria); Sazlestes tis Nessov, 1997; Kennalestes uzbekistanensis Nessov, 1997; Kulbeckia kulbecke Nessov, 1993; Ortalestes tastak Nessov, 1997 (Eutheria).

Материалы по ящерицам из Джаракудука охарактеризовал Л.А. Несов (1981, 1985, 1988, 1997), который указал отсюда представителей семейств Teiidae, Scincidae, Necrosauridae, Varanidae и Lacertidae. Однако именно эти семейства для позднего мела Азии не характерны (только макротейиды известны из нэмэгэтинских отложений Монголии). По нашим данным, определимые находки относятся к ящерицам семейств Parasaniwidae (Ekshmer bissektaensis Nessov, 1981, nomen dubium), Mongolochamopidae (Buckantaus crassidens Nessov, 1985), Priscagamidae (Sheichia priscagama Nessov 1997, nomen nudum) и Pleurodontagamidae fam. indet. (Алифанов, 2012а).

Т ю л ь к е л и (К а з а х с т а н). Местонахождение расположено в урочище Кангазган в Северовосточном Приаралье (Казахстан), в 80–85 км к северу от посёлка Джусалы (Кармакчи) на р. Сырдарья. В Тюлькели чередуются пески, алевролиты и глины жиркидекской свиты. Мощность разреза достигает 45 м (Kordikova et al., 2001).

Л.А. Несов (1997) отмечает сходство жиркиндекского комплекса с биссектинским в Узбекистане, но указывает для Тюлькели раннетуронский возраст. А.О. Аверьянов и Х.-Д.

Зюс (Averianov, Sues, 2012) полагают, что формирование жиркиндекского комплекса тетрапод имело место в интервале времени от турона до конца раннего коньяка. В Тюлькели удаётся также установить границу между жиркидекской и бостобинской свитами (Kordikova et al., 2001), что позволяет синхронизировать первую с биссектинской свитой в Узбекистане, а вторую – с баинширэинской в Монголии (с учётом данных о составе динозавров).

Из свиты выделен туронский споро-пыльцевой комплекс (Шилин, Романова, 1978) и макролистная флора, в которой заметную роль играют платанолистные. Костеносной является средняя часть отложений. Позвоночные представлены рыбами (акулы, костные), черепахами (Adocidae, Trionychidae), крокодилами (Turanosuchus aralensis Efimov, 1988), летающими ящерами (Azhdarchidae indet.), динозаврами (орнитомимозавры, тираннозавры и дромеозавриды) и ящерицами (шейный позвонок Parasaniwidae indet.).

Ш а х - Ш а х. Местонахождение расположено в 90 км к востоку от ст. Джусалы, (Кармакчи) Северо-Восточное Приаралье, Казахстана. Кости происходят из бостобинской свиты (серые глины, красноватые пески и, местами, песчаники) мощностью до 45 м. Первые сведения о позвоночных в этом районе получены в 1956 г. от геологов К.В. Никифоровой и Н.А. Константиновой. В 1957 и 1961 гг. местонахождение посещала экспедиция Палеонтологического института АН СССР. Позднее здесь работали сотрудники ИЗ АН КазССР, Ленинградского университета и др. В итоге в районе Шах-Шаха была выделена серия местонахождений, включая Тюлькели (см. выше).

Возраст бостобинской свиты выглядит неопределённо в связи с противоречиями данных и представлений разных авторов: турон–сантон (Рождественский, 1968, 1971) и сантон–кампан (Шилин, Романова, 1978; Шилин, 1986; Shilin, 1998).

Замечаний требует определение возраста, сделанное по составу высокоэндемичной (Шилин, Романова, 1978, с. 23) палеофлоры из отложений Шах-Шаха (отсутствуют платанолистные, но представлены лавролистные растения); вмещающие отложения сначала определили как сенонские (Шилин, Романова, 1978), но затем как “вероятнее всего – сантон–кампан” (Шилин, Романова, 1978, с. 32). Одновременно было отмечено, что приаральский комплекс близок по составу флоры комплексу из формации маготи, которая соответствует коньяк–кампанским ярусам европейской шкалы. П.В. Шилин (1986, с. 104) отмечает также сходство шахшах-талдисайского комплекса с туронской флорой карьера Сабран во Франции. При обсуждении возраста бостобинской свиты ряд важных работ А.К. Рождественского, проводившего в Шах-Шахе поиски и раскопки позвоночных, палеоботаниками не были учтены. В связи с этим следует вспомнить находку из местонахождения Шах-Шах гадрозаврида Aralosaurus tuberiferus Rozhdestvensky, 1968, с фонтане-

лью в лобно-носовой области. Недавно из отложений той же свиты (местонахождение Аккурган) была описана ещё одна подобная форма – Batyrosaurus rozhdestvenskyi Godefroit et al., 2012 (из Аккургана известен также Arstanosaurus akkurganensis Suslov et Shilin, 1982, nomen dubium). Формы с лобно-теменной фонтанелью представлены также в отложениях биссектинской (Узбекистан), баинширэинской (Монголия) и яловачской (Таджикистан) свит, а также в формации ирэн-дабасу (Китай, Внутренняя Монголия). На близковозрастность комплексов с остатками “аралозавров” указывал ещё А.К. Рождественский (1971), с чем можно согласиться, только приняв в расчёт бóльшую древность биссектинского комплекса, а также наше наблюдение, что распространение “аралозавров” предшествовало появлению других групп гадрозаврид.

Недавно опубликовано предположение об одновозрастности бостобинской и сюксюкской свит (Averianov, Sues, 2012), с чем согласиться трудно, поскольку, в отличие от бостобинской, в сюксюкской ассоциации отсутствуют фонтанельные формы гадрозаврид, а есть только лямбеозаврины: Kazaklambia (Procheneosaurus) convincens Rozhdestvensky, 1968 и Jaxartosaurus aralensis (Riabinin, 1939). Последняя группа в Азии появляется уже в постбостобинское время (см. ниже). Есть более точное, с нашей точки зрения, сопоставление сюксюкской свиты с комплексом из серии Ванши (Рождественский, 1971). Можно также говорить о близковозрастности отложений сюксюкского комплекса с прибрежно-морскими осадками в Южном Сахалине (Синегорск), в которых обнаружены остатки ещё одного “базального” лямбеозаврина Nipponosaurus sachalinensis Nagao, 1936. Последние отложения в настоящее время сопоставляют либо с нижней частью (кампан: Зонова и др., 1993) красноярковской свиты (Верещагин, 1977), либо с верхней частью серии Йезо (Suzuki et al., 2004), что отвечает сантону–нижнему кампану. В Северной Америке “базальные” лямбеозаврины характеризуют нижнекампанскую по возрасту формацию юдит-ривер.

Таким образом, несмотря на то, что сантон-кампанская датировка бостобинской свиты является общепринятой (Несов, 1997; Kordikova et al., 2001; Averianov, Sues, 2012), мы считаем, что она может быть оспорена. С нашей точки зрения, вероятен не верхнесенонский, а нижнесенонский возрастной интервал, т.е. позднеконьякский-раннесантонский. Иначе говоря, граница двух разных палеофлористических комплексов из жиркиндекской и бостобинской свит, вероятнее всего, примерно соответствует середине коньяка. В этом случае бостобинская свита в Казахстане, скорее всего, синхронна с баинширэинской в Монголии, с яловачской свитой в Таджикистане и с формацией ирэн-дабасу в Китае, где также обнаружены фонтанельные гадрозавриды. Проблема возраста названных свит обсуждалась в главе IV.

В Шах-Шахе определены черепахи (Adocidae: Shachemys baiboltia Nessov, 1984; Adocus bostobensis Syromyatnikova et Danilov 2009; Macrobaenidae: Anatolemys maximus Khozatskii et Nessov, 1979; Trionychidae: Axestemys riabinini Kuznetsov et Chkhikvadze, 1987), крокодил (Turanosuchus aralensis Efimov, 1988), летающий ящер (Aralazhdarcho bostobensis Averianov, 2007), динозавры (завроподы, тираннозавриды, сегнозавриды, дромеозавриды, орнитомимозавры и анкилозавриды) и млекопитающие (Beleutinus orlovi Bashanov, 1972). Ящерицы представлены только Slavoia cf. darevskii (Slavoiidae).

Геологическая история Монголии в позднем мелу по В. Ф. Шувалову (1982). В начале позднего мела южная и юго-восточная часть Монголии вступила в эпоху медленного и плавного прогибания, в результате чего произошло расширение площади бассейнов осадконакопления и понижение уровня гобийского региона Азии. Изменения сопровождались увлажнением климата и развитием речной сети на западе и севере Монголии. Реки стали основными поставщиками обломочного материала в область Гобийского прогиба.

В баинширэинское время (коньяк–сантон) в Южной Монголии преобладал рельеф озёрно-аллювиальных равнин, сочетавшийся с отдельными участками пролювиальных равнин (по периферии некоторых поднятий). В наиболее опущенных районах гобийских впадин возникали озёрные бассейны. Большинство озёр были проточными, а некоторые (главным образом, на юге Гоби) характеризовались повышенной солёностью. Внутренние поднятия в области Гобийского прогиба имели рельеф мелкосопочников и холмогорий, над которыми местами возвышались массивы низкогорного рельефа.

В области северомонгольского поднятия активно протекали процессы эрозии и денудации. Бравшие здесь начало реки несли в сторону Гобийского прогиба большие массы обломочного материала. В джадохтско-барунгойотское время процесс общего погружения гобийских регионов Монголии продолжился (иногда они, видимо, опускались ниже уровня мирового океана) и сопровождался сокращением высот внутренних поднятий. На большей части территории имел место жаркий семиаридный и аридный климат. На новом этапе основная масса обломочного материала стала накапливаться не на аллювиальных равнинах, а в обширных озёрных котловинах, которые протягивались в субширотном направлении от Заалтайской Гоби до Восточной Монголии. Относительно мелководные озёра с многочисленными отмелями имели не только высокие показатели карбонатности и солёности, но и сложную конфигурацию береговых линий, с массой островов – реликтов внутренних поднятий предыдущего этапа. В засушливые эпохи бассейны существенно сокращались по площади. На осушённых участках происходило перевевание донных песков и формирование эоловых образований.

В джадохтско-барунгойтское (среднекампанское) время начался медленный процесс общего поднятия. Обширная гобийская впадина в итоге распалась на серию изолированных прогибов.

В нэмэгэтинское время (поздний кампан) климат по сравнению с предыдущим временем (сантон–средний кампан) стал более влажным. Вместе с этим возросла роль речной аккумуляции. Вода нэмэгэтинских озёр имела постоянную температуру, что объясняет разнообразие моллюсков, остракод и филлопод, а также пресмыкающихся (ящериц, черепах, крокодилов и динозавров). По берегам водоемов существовала растительность. Вдали от рек и озёр ландшафты напоминали современные сухие саванны. В течение маастрихта климат стал ещё более засушливым, а пространство районов осадконакопления сократилась до минимума.

У д а н - С а й р. Местонахождение расположено примерно в 86 км к западу от сомона Булган (Южногобийский аймак) у южного борта котловины, между хребтами Арц-Богд и Гурван-Сайхан. Представляет собой небольшую (2х5 км) и неглубокую депрессию, вытянутую с северо-востока на юго-запад. Открыто отрядом ССМПЭ в 1970 г. и изучалось несколько следующих лет. В 90-е гг. в Удан-Сайре работала Монголо-Японская палеонтологическая экспедиция.

Котловина выполнена верхнемеловыми песчано-глинистыми отложениями, которые выходят на поверхность на южном и на северном бортах. В юго-западной части верхнемеловые толщи перекрыты палеогеновыми отложениями. По склонам депрессии пятнами выходят красноцветные песчаники, костеносные почти по всему разрезу. Их мощность составляет около 17 м. В склоне отмечены также красноватые и крупнозернистые песчаники и пески с линзами коричневых глин, алевритов и зеленовато-серых песков длиной до 20 м и мощностью до 1.5 м. Небольшие линзы включают остатки мелких позвоночных, в том числе Avimimus portentosus Kurzanov, 1981. Выше по разрезу наблюдается переслаивание красноватых и мелкозернистых песчаников, с прослоями карбонатизированного гравийно-галечного когломерата и светлых обызвествлённых мергелей (прирусловая фация). Ещё выше сформированы отложения временных потоков, которые маркируются красно-серыми песками и песчаниками, иногда со слабо выраженной слоистостью. В верхней части разреза имеют место слои красноватого и плотного песка, сходного с осадками базального слоя (фации прибрежных пляжей в субаквальной области), а также переслаивание буро-коричневых глин и алевролитов, среди которых встречаются небольшие линзы серо-зелёного песчаника (временные потоки). В целом местонахождение формировалось в условиях нестабильного гидродинамического режима речных водотоков в субаридной области (Ивахненко, Курзанов, 1988).

Отложения Удан-Сайра относят к джадохтской свите (Ивахненко, Курзанов, 1988). Однако это заключение строгим не является. Установить синхронность отложений Удан-Сайра с классическими джадохтскими отложениями в Баин-Дзаке и Тугрикийн-Ширэ затруднительно и литологически, и фаунистически. Находка Udanoceratops tschizhovi Kurzanov, 1992 соотносится с близкородственной формой Zhuchengceratops inexpectus Xu et al., 2010 из отложений серии Ванши в Китае (Шаньдун). Последняя включает также такой джадохтский элемент, как Pinacosaurus [sp.] (Ankylosauridae), ряд видов Hadrosauridae (лямбеозаврин Tsintaosaurus spinorhinus Young, 1958; гадрозаврины Shantungosaurus giganteus Hu, 1973 и Huaxiaosaurus aigahtens Zhao et al., 2011) и представителя семейства Ceratopidae (Sinoceratops zhuchengensis Xu et al., 2010). При таком составе комплекса динозавров фауна ванши, видимо, имеет промежуточный возраст по сравнению с баинширэинской (поздний коньяк–ранний сантон) и “джадохтой” (ранний–средний кампан). Если так, то фауна из Удан-Сайра, не исключено, также является переходной между джабхалантской и джадохтской фаунами в Монголии. По нашим представлениям, фауна удан-сайра синхронна фауне ванши.

Фауне ванши соответствует ряд находок из формаций нансьон (Шанси) и квиппа (Хэнань) в Северо-Восточном Китае, в которых обнаружены наиболее архаичные представители ящериц семейства Gilmorteiidae (Lu et al., 2008; Mo et al., 2010). Архаичность указанных находок противоречит маастрихтским датировкам двух названных китайских формаций (Lucas, 2006).

В середине котловины Удан-Сайра расположены останцы красноватого песчаника, которые по генезису пород отличаются от склоновых выходов осадочных пород. Нами не исключена возможность того, что останцы принадлежат переходным отложениям или отложениям низов джадохтской свиты. В них обнаружены находки протоцератопида Protoceratops andrewsi Granger et Gregory, 1923 (Handa et al., 2012).

Кроме авимима, в Удан-Сайре указаны черепахи (Nanhsiungchelyidae indet.), рогатые динозавры Udanoceratops tschizhovi Kurzanov, 1992, крокодилы (протозухии Gobiosuchus parvus Efimov, 1983 и Artzosuchus brachycephalus Efimov, 1983), птицы (Presbyornithidae indet., Ornithurae) и метатерий Asiatherium reshetovi Trofimov et Szalay, 1994). В местонахождении отмечены также отдельные кости гигантского орнитопода (Ивахненко, Курзанов, 1988).

Ящерицы в Удан-Сайре представлены немногочисленными находками и таксонами: Gilmoreteiidae gen. indet. (фрагмент посткраниального скелета, возможно, принадлежит подсемейству Tianysaurinae Alifanov, 2012), Gobiderma pulchrum Borsuk-Bialynicka, 1984 (Parasaniwidae) и Mongolochamopidae gen. indet.

Б а и н - Д з а к (Ш а б а р а х - У с у). Местонахождение расположено в центре котловины Улан-Нур (Южно-Гобийский аймак), примерно в 18 км на северо-восток от сомона Булган. Оно было открыто в 1922 г. Центрально-Азиатской экспедицией американского музея естественной истории (Нью-Йорк). Активные поиски и раскопки были проведены ею в 1923 и 1925 гг. Интерес к новому местонахождению продиктован находками неизвестных тогда яиц и кладок динозавров, а также редких в то время меловых млекопитающих. Баин-Дзак знаменит также многочисленными находками, включающими черепа и скелеты рогатого динозавра Protoceratops andrewsi Granger et Gregory, 1923 (Protoceratopidae). В 1946 г. местонахождение исследовала МПЭ АН СССР. Это привело к открытию, кроме яиц и скелетов Protoceratops andrewsi, посткраниального скелета анкилозавра Pinacosaurus grangeri Gilmore, 1933 (Syrmosaurus viminicaudis Maleev, 1952). Позднее в 1963–1965 гг. в Баин-Дзаке работала Польско-Монгольская палеонтологическая экспедиция. С начала 90-х гг. местонахождение в течение нескольких сезонов исследовали другие международные палеонтологические экспедиции: Японо-Монгольская и Американо-Монгольская.

В Баин-Дзаке вскрыты эрозией отложения джадохтской свиты (Berkey, Morris, 1927), которые в юго-восточной оконечности местонахождения граничат с отложениями палеоценовой формации гашату (Гашато-Гол). Ряд геологов (Мартинсон, 1973, Мартинсон и др., 1969; Шувалов, 1982, 1994, Shuvalov, 2000) ранее рассматривали её частью барунгойотской свиты, тогда как польские специалисты обе свиты описали как отдельные формации (Kielan-Jaworowska,1974; Gradziński et al., 1977; Osmolska, 1980; Gradziński, Jerzykiewicz, 1974; Jerzykiewicz, Russell, 1991).

Геология местонахождения изучалась неоднократно (Gradzinski, 1969; Lefeld, 1965, 1971; Девяткин, 1981). В последний раз и наиболее подробно это сделали Д. Дашзевег и др. (Dashzeveg et al., 2005). В итоге меловые породы Баин-Дзака были выделены в одноимённую пачку, отличную от пачки Тугрикийн-Ширэ (см. далее раздел “Тугрикийн-Ширэ”).

В Баин-Дзаке выделено 10 фаций, совместная мощность которых составляет около 30 м. Первые три фации слагают основную часть пачки и имеют эоловый генезис: 1 – хорошо сортированный неслоистый среднезернистый песок красновато-оранжевого цвета мощностью до 14 м (в толще этого слоя вдоль главного склона обнаружено самое большое число остатков динозавров); 2 – плотно сцементированные красноватые коричневые песчаники, мощностью 5–7 м (здесь обнаружены остатки млекопитающих, ящериц и других позвоночных); 3 – слоистые красновато-оранжевые пески с нерегулярными песчанистыми конкрециями и известковистыми зёрнами (до 12 м). Все остальные фации (или их большая

часть) связаны с обстановками временных потоков. Они представлены разнообразными по фациальному составу отложениями: серовато-белыми конгломератами с небольшими округлыми известковыми конкрециями и галечными породами в основании; рыхлыми красновато-оранжевыми песками с отдельными небольшими конкрециями; светло-серыми известковыми конгломератами; красновато-оранжевыми монотонными песчаниками; красновато-оранжевыми песками, содержащими округлые конкреции, а также красновато-оранжевыми песчаниками**.** Кровля пачки Баин-Дзак разрушена, и её перекрывают четвертичные отложения.

Исходно отложения свиты (формации) датировали началом позднего мела (Berkey, Morris, 1927). Позже польские палеонтологи и геологи по-разному определяли её возраст: от коньяка–сантона (Gradziński, 1969; Kielan-Jaworowska, 1974) и сантона–кампана (Gradziński et al., 1977) до раннего (Osmolska, 1980) и среднего (Jerzykiewicz, 2000) кампана. Другие авторы указывают на средний кампан (Fox, 1978; Gao, Fox, 1996), конец кампана (Dashzeveg et al., 2005) и даже ранний маастрихт (Lillegraven, McKenna, 1986). А.К. Рождественский (1971) датировал отложения “джадохты” поздним сантоном–?ранним кампаном. По представлениям советских специалистов, барунгойотская свита, включая отложения джадохтской свиты (джадохтский горизонт по: Барсболд, 1983), имеет сантон–кампанский возраст (Shuvalov, 2000). Наши данные показывают, что формирование джадохтских отложений произошло в первой половине среднего кампана (Алифанов, 2014в).

Комплекс тетрапод Баин-Дзака обилен. В нём отмечаются черепахи (Nanhsiungchelyidae indet.), крокодилы (Gobiosuchus kielanae Osmolska, 1972; Protosuchia; Shamosuchus djadochtaensis Mook, 1924; Paralligatoridae) и динозавры многих видов, часть которых описана относительно недавно: Velociraptor mongoliensis Osborn, 1924; Mahakala omnogovae Turner et al., 2007 (Dromaeosauridae); Saurornithoides mongoliensis Osborn, 1924 (Troodontidae); Oviraptor mongoliensis Osborn, 1924 (Oviraptoridae); Pinacosaurus grangeri Gilmore, 1933 (Ankylosauridae); Protoceratops andrewsi Granger et Gregory, 1923; Bainoceratops efremovi Terschenko et Alifanov, 2003 (Protoceratopidae); Bagaceratopidae indet. Млекопитающие ещё более разнообразны: Djadochtatherium matthewi, Simpson, 1925; Sloanbaatar mirabilis Kielan-Jaworowska, 1970; Kryptobaatar dashzevegi Kielan-Jaworowska, 1970; Catopsbaatar catopsaloides Kielan-Jaworowska, 1974; Kamptobaatar kuczynskii Kielan-Jaworowska, 1970; Bulganbaatar memegtbaataroides Kielan-Jaworowska, 1974 (Multituberculata); Deltatheroides cretacicus Gregory et Simpson, 1926; Deltatheridium praetribuberculate Gregory et Simpson, 1926 (Metatheria); Kennalestes gobiensis kielan-Jaworowska, 1969; Hyotherium dobsoni Gregory et Simpson, 1926; Zamlambdalestes lechei Gregory et Simpson, 1926 (Theria).

Ящерицы представлены большим списком видов в составе 12 семейств: Carusia intermedia Borsuk-Bialynicka, 1985; Shinisauroides latipalatum Borsuk-Bialynicka, 1985 (Carusiidae); Globaura venusta Borsuk-Bialynicka, 1988 (Globauridae); Estesia mongoliensis Norell et al., 1992 (Cherminotidae); Telmasaurus grangeri Gilmore, 1943 (Saniwididae); Bainguis parvus Borsuk-Bialynicka, 1984 (Anguidae); Gobekko cretacicus Borsuk-Bialynicka, 1990 (Gekkonidae); Conicodontosaurus djadochtaensis Gilmore, 1943 (Mongolochamopidae); Gilmoreteius ferrugenous Gilmore, 1943 (Gilmoreteiidae); Mimeosaurus crassus Gilmore, 1943 (Pleurodontagamidae); Priscagama gobiensis Borsuk-Bialynicka et Moody, 1984 (Priscagamidae); Isodontosaurus gracilis Gilmore, 1943; Parauromastyx gilmorei Alifanov, 2004 (Isodontosauridae); Adamisaurus magnidentatus Sulimski, 1972 (Adamisauridae).

Т у г р и к и й н – Ш и р э (Т у г р и к и н - У с, Т у г р и к). Местонахождение расположено в котловине Улан-Нур, в 35 км к северо-западу от Баин-Дзака и в 23 км на северо-запад сомона Булган, административного центра. Это вскрытые эрозией обрывы протяжённостью в 2.5 км. Тугрикийн-Ширэ обнаружил монгольский палеонтолог Д. Дашзевег в 1963 г. В 1964 на местонахождении побывали палеонтологи Б.А. Трофимов и П.К. Чудинов. Его исследовали Совместная Советско-Монгольская (1969–1974 гг) и Польско-Монгольская (1970 и 1971 г.) палеонтологические экспедиции. В 1971 г. в Тугрикийн-Ширэ были выкопаны сцепившиеся друг с другом скелеты протоцератопса и велоцераптора, всемирно известные как ‘‘борющиеся динозавры’’ (Kielan-Jaworowska, Barsbold, 1972; Osmólska, 1993). С начала 90-х годов на местонахождении несколько сезонов провели Японо-Монгольская и Американо-Монгольская палеонтологические экспедиции.

Отложения Тугрикийн-Ширэ содержат фации косослоистых и монотонных светло-серых песков и песчаников. Толща отложений насыщена небольшими карбонатизированными стяжениями, с оксидами железа. Мощность разреза превышает 50 м. Органические остатки встречаются в песках и песчаниках его средней и верхней частей.

Для джадохтских отложений предложена гипотеза эолового накопления толщ с их последующим размывом (см. напр., Jerzykievcz et al., 1993) или обрушением (Dingus et al., 2008). Однако последняя не объясняет вертикальные позы, в которых иногда бывают обнаружены скелеты рогатых динозавров (есть также захоронения «ногами» вверх). Гипотеза “дюновых полей” конкурирует с гипотезой “сухой дельты” (Твердохлебов, Цыбин, 1974), т.е. дельтового склона, который при образовании временного водоёма превращался в его дно. О донном характере отложений свидетельствуют обнаруживаемые в Тугрикийн-Ширэ остатки ходов илоедов, признаки вторичного ожелезнения и карбонатизации, характерные для поверхностей усыхания. В этом случае вертикальные позы рогатых динозавров являются следствием проваливания ящеров в зыбуны (возможно, из-за сопро-

тивления погружению широкого “воротника’ затылочной части головы их скелеты нередко ориентированы вертикально). На озёрном генезисе с проявлениями пролювиальных и эоловых процессов для джадохтско-барунгойотских отложений настаивает В.Ф. Шувалов (1982).

Д. Дашзевег и др. (Dashzeveg et al., 2005) выделяют отложения местонахождения в пачку Тугрикийн-Ширэ в составе джадохтской свиты, которая, как удаётся установить, расположена стратиграфически выше пачки Баин-Дзак. Основанием для такого подхода являются данные из местонахождений той же котловины, обладающие переходными фациями двух пачек. В одном из них – Цонж (расположено приблизительно в 10 км на юго-восток от Баин-Дзака) – представлены линзы компактного коричневого аргиллита, как в верхах пачки Баин-Дзак. Аргиллиты лежат ниже желтовато- и светло-серых песков и песчаников, характерных для пачки Тугрикийн-Ширэ. Из отложений Цонжа известен “эдмонтозавр” Plesiohadros djadokhtaensis Tsogtbaatar et al., 2014.

Пачка тугрикийн-ширэ – терминальная для джадохтской свиты. Несколько более поздней по возрасту нами устанавливается формация баян-мандаху (Внутренняя Монголия, Китай). Об этом свидетельствует комплекс рогатых динозавров (архаичный багацератопид Magnirostris dodsoni You et Dong, 2003 и продвинутый протоцератопид Protoceratops hellenikorhinus Lambert et al., 2001). В свою очередь, отложения Баян-Мандаху оказываются в положении, предшествующих по времени образования барунгойотской свите. По составу ассоциация ящериц местонахождения близка к джадохтской свите, судя по находке рода Bainguis Borsuk-Bialynicka, 1984 (Anguidae).

Основу комплекса позвоночных Тугрикий-Ширэ составляют динозавры Velociraptor mongoliensis Osborn, 1924 (Dromaeosauridae); Archaeornithoides deniosauriscus Elzanowski et Wellnofer, 1992 (Troodontidae); Protoceratops andrewsi Granger et Gregory, 1923 (Protoceratopidae); Shuvuuia deserti Chiappe et al., 1998 (Alvarezsauridae). Млекопитающие представлены следующими видами: Kryptobaatar dashzevegi Kielan-Jaworowska, 1970; Djadochtatherium matthewi Simpson, 1925 (Multituberculata); Kennalestes gobienisis Kielan-Jaworowska, 1969; Zalambdalestes lechei Gregory et Simpson, 1926 (Eutheria).

Ящерицы включают: Cherminotus longifrons Borsuk-Bialynicka, 1984 (Cherminotidae); Zapsosaurus sceliphros Gao et Norell, 2000 (Phrynosomatidae); Temujinia ellisoni Gao et Norell, 2000 (Temudjiniidae); Dzhadochtosaurus giganteus Alifanov, 1993; Gurvansaurus potissimus Alifanov, 1993 (Mongolochamopidae); Flavigama dzerzhinskii Alifanov, 1989 (Priscagamidae); Pseudomimeosaurus tugrikinensis Alifanov, 1989 (Gladidenagamidae fam. nov.); Adamisaurus magnidentatus Sulimski, 1972 (Adamisauridae); Isodontosaurus gracilis Gilmore, 1943 (Isodontosauridae).

Х у л ь с а н. Местонахождение расположено в Южной Монголии близ восточной оконечности южного склона хребта Нэмэгэту, в 5 км западнее местонахождения Нэмэгэту. Хульсан открыла МПЭ АН СССР. И.А. Ефремов (1962) охарактеризовал отложения местонахождения как “красная немая толща” (вероятно, участники экспедиции обследовали отложения выше по разрезу, где его продуктивность падает; максимальная частота находок соответствует средней и нижней части разреза). Затем в 1964 и 1965 гг., а также в 1970 и 1971 гг. сборы на его обнажениях проводила Польско-Монгольская палеонтологическая экспедиция. В 1989, 1992, 1999, 2003 гг. в Хульсане плодотворно работал отряд ССМПЭ (СРМПЭ), с участием и (или) под руководством автора данной работы. Другие международные экспедиции также посещали Хульсан.

Отложения Хульсана, как и другие местонахождения с отложениями барунгойотской свиты, подробно описаны польскими специалистами (Gradziński et al., 1968; Gradzinski, 1969; Gradziński, Jerzykiewicz, 1972,1974; Gradziński et al., 1977). Интерес к Хульсану в данном случае проявлен в связи с находками в красноцветах Монголии остатков меловых млекопитающих и в попытке соотнести литологические и палеонтологические данные барунгойотской свиты с данными по джадохтской свите в местонахождении Баин-Дзак.

Барунгойотская свита представлена светло-красными мелкозернистыми песчаниками с прослоями красно-коричневых алевролитов. В толще основной породы может быть выражена слоистость: прямая (в мощных слоях) и наклонная (в более тонких фациях песчаника). Песчаники слабо сцементированы и нередко содержат небольшие белые конкреции. Пласты алевролита достигают мощности до 50 см и обычно выклиниваются на протяжении нескольких десятков метров. Максимальная мощность отложений составляет 25 м.

Возраст барунгойотских отложений, когда они не синонимизируются с джадохтскими (что утвердилось в традиции советских стратиграфов), определялся ранним сантоном (Алифанов, 2000), сантоном–кампаном (Kielan-Jaworowska, 1974), кампаном вообще (Khand et al., 2000), ранним (Барсболд, 1983), средним (Gradziński et al., 1977; Fox, 1978; Jerzykiewicz, 2000) и поздним (Gradziński, 1969; Gradziński, Jerzykiewicz, 1974; Osmólska, 1980; Gao, Fox, 1996) кампаном. От датирования барунгойотских отложений зависит и датирование нэмэгэтинской свиты, которая в пределах Нэмэгэтинской котловины и прилегающих к ней с запада районов согласно или с наличием переходных фаций обычно перекрывает барунгойотские слои. Нами (Алифанов, 2003, 2005, 2008) отмечено преобладание в барунгойотских отложениях рогатых динозавров семейства Bagaceratopidae, филогенетически несомненно близких к Protoceratopidae. Семейство Bagaceratopidae обнаружено не

только в “барунгойоте”, но и в “джадохте” Монголии (Терещенко, 2001, 2007; Терещенко, Алифанов, 2003). Находки этого семейства отмечены в формации баян-мандаху (Bagaceratops sp.; Magnirostris dodsoni You et Dong, 2003) в Китае (Внутренняя Монголия). В Северной Америке они известны из нижнекампанской формации милк-ривер (Baszio, 1997, pl. IX, fig. 117, 118: “Protoceratopsidae B”) в Канаде. Семейство открыто (Ősi et al., 2010) в сантоне Европы. Кроме этого, в “барунгойоте” по сравнению с “джадохтой” число типов строения скорлупы, предварительно относимых к рогатым динозаврам, уменьшается с трёх до двух (Михайлов, 1994).

Значение имеет барунгойотско-нэмэгэтинская граница. По нашим данным, она маркирует рубеж, разделяющий палеофлористические и тетраподные комплексы на разные этапы. В одном из них доминируют остатки голосеменных и рогатых динозавров, а во втором – покрытосеменных и утконосых динозавров. Примечательно наличие в барунгойотских и нэмэгэтинских отложениях отпечатков платановидных листьев (Макулбеков, 2004). Для реконструкции возраста двух последних свит даёт основание факт похолодания в середине кампана по данным из северной части Сибири (Захаров, 2002). Нами возраст свиты (Алифанов, 2014в) определён средним кампаном (его второй половиной).

Наибольшее число находок приходится на среднюю и нижнюю часть отложений Хульсана. Из местонахождения описано немало разных видов динозавров: Hulsanpes perlei Osmolska, 1982 (Deinonychosauria); Velociraptor mongoliensis Osborn. 1924 (Dromaeosauridae); Parvicursor remotus Karhu et Rautian, 1996 (Parvicursoridae); Tylocephale gilmorei Maryanska et Osmolska, 1974 (Pachycephalosauridae); Tarchia gigantea (Maleev, 1956); Saichania chulsanensis Maryanska, 1977 (Ankylosauridae); Breviceratops kozlowskii (Maryanska et Osmolska, 1975); Lamaceratops terschenkoi Alifanov, 2003 (Bagaceratopidae). В Хульсане также представлены черепахи (Nanhsiungchelidae: Zangerlia testudinimorpha Mlynarski, 1972, nomen dubium), яйца динозавров (завропод, рогатых динозавров и теропод) и птиц (энанциорнис Gobipteryx minuta Elzhanovski, 1974), а также остатки млекопитающих: Catopsbaatar catopsaloides Kielan-Jaworowska, 1974; Chulsanbaatar vulgaris Kielan-Jaworowska, 1974 (Multituberculata); Asioryctes nemegetensis Kielan-Jaworowska, 1975 и Barunlestes butleri Kielan-Jaworowska, 1975 (Theria).

Особенно многочисленны в Хульсане ящерицы, которые часто имеют хорошую сохранность: Slavoia darevskii Sulimski, 1984 (Slavoiidae); Eoxanta lacertifrons Borsuk-Bialynicka, 1988 (Eoxantidae); Globaura venusta Borsuk-Bialynicka, 1988 (Globauridae); Shinisauroides latipalatum Borsuk-Bialynicka, 1985 (Carusiidae); Estesia mongoliensis Norell et al., 1992 (Cherminotidae); Saniwides mongoliensis Borsuk-Bialynicka, 1984; Telmasaurus bialynickae Alifanov, 2012 (Saniwididae); Gobiderma pulchrum Borsuk-Bialynicka, 1984;

Parviderma inexactum Borsuk-Bialynicka, 1984; Proplatynotia longirostrata Borsuk-Bialynicka, 1984 (Parasaniwidae); Paravaranus angustifrons Borsuk-Bialynicka, 1984 (Paravaranidae); Igua minuta Borsuk-Bialynicka et Alifanov, 1991 (Phrynosomatidae); Polrussia mongoliensis Borsuk-Bialynicka et Alifanov, 1991 (Polrussiidae); Macrocephaleon chulsanensis (Sulimski, 1975); Alticephalosaurus gilmorei (Sulimski, 1975); Gobileon emersoculatus Alifanov, 2000 (Gilmoreteiidae); Cherminsaurus tereschenkoi Alifanov, 2000 (Cherminsauridae); Barungoia vasta Alifanov, 1993; Gobinatus arenosus Alifanov, 1993; Gurvansaurus canaliculatus Alifanov, 1993 (Mongolochamopidae); Pyramicephalosaurus cherminicus Alifanov, 1988 (Pyramicephalosauridae); Priscagama gobiensis Borsuk-Bialynicka et Moody, 1984; Phrynosomimus asper Alifanov, 1996 Priscagamidae; Adamisaurus magnidentatus Sulimski, 1972 (Adamisauridae); Ctenomastax parva Gao et Norell, 2000 (Isodontosauridae).

У х а а - Т о л г о д. Местонахождение расположено в Нэмэгэтинской котловине у подножия восточной оконечности кряжа Гильбенту. Обнаружено в 1993 г. Монголо-Американской палеонтологической экспедицией. Судя по широкому распространению барунгойотских красноцветов в Нэмэгэтинской котловине и за её пределами, отложения Ухаа-Толгод также относятся к барунгойотской свите. Однако американские авторы, опираясь на литологические и седиментологические данные, изменили первоначальную точку зрения и допускают принадлежность отложений Ухаа-Толгод к пачке Баин-Дзак (Dingus et al., 2008), т.е. сопоставляют их с нижней частью джадохтской свиты. При этом типичный для Баин-Дзака динозавр Protoceratops andrewsi Granger et Gregory, 1923 (Protoceratopidae) здесь не представлен (предварительные определения какими-либо конкретными материалами пока не подтверждены). Нет объяснения отсутствию в Нэмэгэтинской котловине более молодых пачек джадохтской свиты. Неясным остаётся вопрос о том, как соотносятся друг с другом барунгойотская и джадохтская свиты (формации).

Данные по ископаемым находкам не содержат чётко установленных специфических элементов для двух сравниваемых свит. Маркёром для барунгойотских отложений может служить, например, сцинкоморфная ящерица Slavoia darevskii Sulimski, 1984 (Slavoiidae), довольно часто встречающаяся в Хульсане, Хермин-Цаве и Нэмэгэту, но отсутствующая в Баин-Дзаке. Окончательно проблема возраста отложений местонахождения будет решена вместе с данными о разнообразии рогатых динозавров (для барунгойотских отложений характерны представители семейства Bagaceratopidae), которые в местонахождении пока не обнаружены. Отсутствие в Ухаа-Толгод ряда типичных для барунгойотских отложений групп ящериц указывает на неизвестный тафономическй эффект. Возможно, что отложения обсуждаемого местонахождения относятся к низам барунгойотской свиты.

В Ухаа-Толгод отмечено пять лито-седиментологических фаций: 1 – отчетливо косослоистый красно-оранжевый крупнозернистый песчаник с мелкозернистой структурой; 2 – переменнослоистый красно-оранжевый и оранжево-розовый песчаник с включением карбонатных стяжений, 3 – монотонный песчаник с редким включением галек и с линзами зеленовато-коричневых конгломератов (содержит основную часть находок позвоночных), 4 – конгломераты, 5 – ограниченно простирающиеся коричневые аргиллиты и алевролиты. Мощность разреза – 75 м.

Местонахождение характеризуется высокой концентрацией черепов и скелетов млекопитающих, динозавров и ящериц (более 1000 экз.). В нём также открыты яйца и кладки овирапторид, иногда вместе со скелетами самок в позе насиживания (Norell et al., 1995; Clark et al., 1999) и первый известный эмбрион тероподового динозавра (Norell et al., 1994).

В деталях позвоночные представлены черепахами (Nanhsiungchelidae: Zangerlia ukhaachelys Joyce et Norell, 2005), динозаврами (Protoceratopidae: ?Protoceratops andrewsi Granger et Gregory, 1923; Ankylosauridae: Pinacosaurus grangeri Gilmore, 1933; Troodontidae: Byronosaurus jaffei Norell et al., 2000; Oviraptoridae: Khaan mckennai Clark et al., 2001; Citipati osmolskae Clark et al., 2001; Parvicursoridae: Shuuvuia deserti Chiappe et al., 1998; Kol ghuva Turner et al., 2009; Dromaeosauridae: Tsaagan mangas Norell et al., 2006; Velociraptor mongoliensis Osborn. 1924; Ornithomimosauria indet.; ?Tyrannosauridae indet.), птицами (Enantiornithes: Gobipteryx minuta Chiappe et al, 2001; Ornithurae: Apsaravis ukhaana Norell et al., 2001) и млекопитающими (Multituberculata: Djadochtatherium matthewi Simpson, 1925; Kryptobaatar dashzevegi Kielan-Jaworowska, 1970; Tombaatar sabuli Rougier et al., 1997; Nemegtbaatar cf. gobiensis Kielan-Jaworowska, 1974; Chulsanbaatar cf. vulgaris Kielan-Jaworowska, 1974; Metatheria: Deltatheridium pretrituberculare Gregory et Simpson, 1926; Eutheria: Zalambdalestes lechei Gregory et Simpson, 1926; Maelestes gobiensis Wible et al., 2007; Ukhaatherium nessovi Novacek et al., 1997).

Список ящериц включает следующие виды: Exoanta lacertifrons Borsuk-Bialynicka,1988 (Eoxantidae); Slavoia darevskii Sulimski, 1984; Hymenosaurus clarki Gao et Norell, 2000 (Slavoiidae); Globaura venusta Borsuk-Bialynicka,1988 (Globauridae); Carusia intermedia Borsuk-Bialynicka, 1985; Shinisauroides latipalatum Borsuk-Bialynicka, 1985 (Carusiidae); Myrmecodaptria microphagosa Gao et Norell, 2000 (Ardeosauridae); Parmeosaurus scutatus Gao et Norell, 2000 (Paramacellodidae); Gobiderma pulchrum Borsuk-Bialynicka, 1984 (Parasaniwidae); Cherminotus longifrons Borsuk-Bialynicka, 1984; Estesia mongoliensis Norell et al., 1992; Aiolosaurus oriens Gao et Norell, 2000 (Cherminotidae); Temujinia ellisoni Gao et Norell, 2000 (Temujiniidae); Gobinatus arenosus Alifanov, 1993 (Mongolochamopidae); Gil-

moreteius sp. (Gilmoreteiidae); Tchingisaurus multivagus Alifanov, 1993 (Pyramicephalosauridae); Mimeosaurus crassus Gilmore, 1943 (Gladidenagamidae fam. nov.); Priscagama gobiensis Borsuk-Bialynicka et Moody, 1984; Phrynosomimus asper Alifanov, 1996 (Priscagamidae); Adamisaurus magnidentatus Sulimski, 1972 (Adamisauridae); Isodontosaurus gracilis Gilmore, 1943 (Isodontosauridae).

Х о л б о т (З о с). Местонахождение расположено близ восточной оконечности хребта Гильбенту в Нэмэгэтинской котловине, в 6 км северо-западнее и гипсометрически выше местонахождения Ухаа-Толгод. Оно представляет собой каньон, ориентированный в северо-южном направлении. Открыто отрядом ССМПЭ, которому находок сделать не удалось. В 1992 г. местонахождение исследовалось Монголо-Американской палеонтологической экспедицией, использующей для данного местонахожения другое название – “Зос”.

Отложения Холбота без ясных аргументов интерпретируются как стратиграфически более низкие, чем в местонахождении Ухаа-Толгод (Pol, Norell, 2004). Однако, судя по представленному описанию, они могут соответствовать переходным фациям между барунгойотской и нэмэгэтинской свитами (описаны в местонахождении Нэмэгэту: Gradziński et al., 1969; Gradziński, Jerzykiewicz, 1972; 1974; Шувалов, 1982). Иначе говоря, слои местонахождения Холбот залегают стратиграфически выше, чем отложения Ухаа-Толгод.

Породы верхней части разреза Холбота имеют красный цвет. Здесь обнаружены остатки млекопитающего (“желестида”), ящериц (без идентификации таксона), динозавров (?Protoceratops sp.) и динозавровые яйца. Ниже по разрезу представлены слои белых отложений, напоминающих отложения нэмэгэтинской свиты, в виде плохо сортированных или окатанных русловых песков и гравия. Из них происходят остатки крупных динозавров (гадрозавры, завроподы, тероподы) и черепах. Встречается также окаменевшая древесина. Ниже снова выражен слой красных отложений джадохтско-барунгойотского типа. В нём удалось найти плохо сохранившиеся скелеты дромеозаврид и рогатых динозавров, остатки крокодила-протозухия (Zosuchus davidsoni Pol et Norell, 2004) и ящерицы (Ctenomastax parva Gao et Norell, 2000; Pleurodontagamidae).

Н э м э г э т у. Местонахождение расположено у подножия восточной оконечности южного склона одноимённого хребта, который является одним из кряжей, окаймляющих северный край Нэмэгэтинской котловины. Нэмэгэту открыла в 1946 г. и раскапывала в 1948 и 1949 гг. МПЭ АН СССР. В 1964 и 1965 гг. местонахождение изучала Польско-Монгольская палеонтологическая экспедиция. Геологические и стратиграфические исследования позволили выделить две представленные в общем разрезе свиты: нэмэгэтинскую

и барунгойотскую (Мартинсон и др., 1969). При этом для барунгойотской свиты отмечен кампанский возраст, а для нэмэгэтинской – кампан–маастрихтский. Датировки часто обсуждали и корректировали позднее.

Территория местонахождения составляет примерно 15 кв. км. Она изрезана сетью сухих русел (общее направление – юго-восток), формирующих многочисленные ущелья, иногда глубиной до 45–50 м. Общая мощность верхнемеловых отложений – примерно 85 м. Выше залегают палеоценовые отложения.

Отложения барунгойотской свиты («красная толща») состоят, главным образом, из мелкозернистых песчаников. Они составляют пласты толщиной от нескольких сантиметров до нескольких (не более трёх) метров. Слои разделены прослоями аргиллитов. Песчаники имеют красно-оранжевый цвет, в отличие от красно-коричневого тона аргилитов. Песчаники часто формируют вертикальные стенки ущелий. Барунгойотские отложения приурочены к более южной и юго-восточной части местонахождения. Их мощность составляет примерно 50 м.

Нэмэгэтинскую свиту («белая толща») составляют желтоватые, мелко- и среднезернистые пески и алевролиты, а также пласты красных аргиллитов, иногда с включением конгломератов и карбонатизированных конкреций. Обычно отложения имеют слоистое строение. В обрывах центральной части местонахождения местами имеется переходная толща, в которой перемежаются характерные для барунгойотских и нэмэгэтинских отложений фации.

В отложениях нэмэгэтинской свиты обнаружены остатки гадрозаврида Saurolophus angustirostris Rozhdestvensky, 1968 (лучшие находки сделаны в местонахождении Алтан-Ула II) и тираннозаврида Tarbosourus bataar Maleev, 1955. Дополнительное внимание к этому местонахождению привлекли находки объёмных отпечатков следов динозавров нескольких групп, некоторые из которых достигают 80 см в длину (Currie et al., 2003). Большая часть принадлежит гадрозавридам (возможно, S. angustirostris), а некоторые – крупным тираннозавридам (предположительно T. bataar) и завроподам (Nemegtosaurus mongoliensis Nowinski, 1971 или Opisthocoelicaudia skarzynskii Borsuk-Bialynicka, 1977; оба вида известны из местонахождения Алтан-Ула).

В красноцветах Нэмэгэту найдены млекопитающие: мультитуберкулят Chulsanbaatar vulgaris Kielan-Jaworowska, 1974 и терий Asioryctes nemegetensis Kielan-Jaworowska, 1975.

Ископаемые ящерицы обнаружены в юго-восточной части местонахождения, где обнажены выходы барунгойотской свиты. Они представлены пятью семействами: Slavoiidae (Slavoia darevskii Sulimski, 1984); Carusiidae (Shinisauroides latipalatum Borsuk-

Bialynicka, 1985); Globauridae (Globaura venusta Borsuk-Bialynicka, 1988; Gilmoreteiidae (Macrocephaleon chulsanensis Sulimski, 1975); Adamisauridae (Adamisaurus magnidentatus Sulimski, 1972).

Х е р м и н - Ц а в. Местонахождение находится на юго-западе Нэмэгэтинской котловины в Южной Гоби, в 60 км к западу от родника Наран-Булак и в 30 км юго-восточнее горы Онгон-Улан-Ула. Открыто ССМПЭ в 1969 г. В 1971 г. Хермин-Цав подробно исследовала Польско-Монгольская палеонтологическая экспедиция, а затем разные отряды ССМПЭ и СРМПЭ (в том числе при участии или под руководством автора). Его также посещали и другие международные отряды.

Отложения Хермин-Цава состоят, главным образом, из двух крупных литологических и лежащих горизонтально комплексов: 1 – красная нижняя толща (барунгойотская свита), которая формирует южную оконечность местонахождения; 2 – белая толща (нэмэгэтинская свита), которая составляет основную часть местонахождения в его центральной и северо-восточной части. Мощность видимого разреза составляет около 100 м. Для Хермин-Цава в основании барунгойотской свиты допускается наличие отложений баинширэинской свиты (Шувалов, Чхиквадзе, 1975), что ничем не аргументировано.

Видимая мощность барунгойотской свиты достигает примерно 50 м. В основании разреза залегают красно-бурые песчаники с единичными прослоями коричнево-бурых глин и мергелистыми конкрециями. Основную часть толщи составляют буровато-серые, красные или оранжевые песчаники, с прослоями гравелитов и плотных песчаников (в ней чаще всего встречаются органические остатки). Верхняя часть разреза представлена коричневато-бурыми песчаниками с прослоями глин, гравелитов и конгломератов аналогичного цвета.

Земноводные включают бесхвостые формы: Gobiates kermeentsavi Spinar et Tatarinovi, 1986; G. leptokoptus (Borsuk-Bialynicka, 1978); Cretasalia tsibini Gubin, 1999). Среди динозавров отмечаются: Conchoraptor gracilis Barsbold, 1986 (Oviraptoridae), Ceratonyckus oculatus Alifanov et Barsbold, 2009 (Alvarezsauridae); Tarchia gigantea (Maleev, 1956); Saichania chulsanensis Maryanska, 1977 (Ankylosauridae); Bagaceratops rozhdestvenskyi Maryanska et Osmolska, 1975; Platyceratops tatarinovi Alifanov, 2003, Gobiceratops minutus Alifanov 2008 (Bagaceratopidae). В составе птиц указан Nanatius valifanovi Kurochkin, 1996 (Enantiornithes), а в составе млекопитающих – Nemegtbaatar gobiensis Kielan-Jaworowska, 1974; Chulsanbaatar vulgaris Kielan-Jaworowska, 1974; Nesovbaatar multicostatus Kielan-Jaworowska et Hurum, 1997 (Multituberculata) и Asioryctes nemegetensis Kielan-Jaworowska, 1975 (Theria). В отложениях барунгойотских красноцветов также обнаружены скорлупа и яйца динозавров и птиц.

Находки барунгойотских ящериц многочисленны: Slavoia darevskii Sulimski, 1984 (Slavoiidae); Eoxanta lacertifrons Borsuk-Bialynicka, 1988 (Eoxantidae); Globaura venusta Borsuk-Bialynicka, 1988 (Globauridae); Carusia intermedia (Borsuk-Bialynicka, 1985); Shinisauroides latipalatum Borsuk-Bialynicka, 1985 (Carusiidae); Gobiderma pulchrum Borsuk-Bialynicka, 1984 (Parasaniwidae); Cherminotus longifrons Borsuk-Bialynicka, 1984; Estesia mongoliensis Norell et al., 1992 (Cherminotidae); Paravaranus angustifrons Borsuk-Bialynicka, 1984 (Paravaranidae); Mongolochamops reshetovi Alifanov, 1988; Altanteius facilis (Alifanov, 1988); Cyclurasia multidentata Alifanov, 2000; Gobinatus arenosus Alifanov, 1993; Parameiva oculea Alifanov, 1993; Prodenteia ministra Alifanov, 1993 (Mongolochamopidae); Pyramicephalosaurus cherminicus Alifanov, 1988; Tchingisaurus multivagus Alifanov, 1993 (Pyramicephalosauridae); Gilmoreteius sulimskii (Alifanov, 2000); Aprisaurus bidentatus Alifanov, 2000; Darchansaurus estesi Sulimski, 1975; Tuberocephalosaurus pompabilis Alifanov, 2000; Alticephalosaurus gilmorei (Sulimski, 1975); Gobileon emersoculatus Alifanov, 2000 (Gilmoreteiidae); Cherminsaurus kozlowskii Sulimski, 1975; Campedosaurus sulcularis Alifanov, 2000; Erdenetosaurus robinsonae Sulimski, 1975 (Cherminsauridae); Priscagama gobiensis Borsuk-Bialynicka et Moody, 1984; Chamaeleognathus iordanskyi Alifanov, 1996; Cretagama bialynickae Alifanov, 1996 Morunasius modestus Alifanov, 1996; Phrynosomimus asper Alifanov, 1996 (Priscagamidae); Pleurodontagama aenigmatodes Borsuk-Bialynicka et Moody, 1984 (Pleurodontagamidae); Gladidenagama semiplena Alifanov, 1996 (Gladidenagamidae fam. nov.); Adamisaurus magnidentatus Sulimski, 1972 (Adamisauridae).

Г у р и л и й н - Ц а в. Местонахождение расположено в 15 км севернее западной оконечности хребта Алтан-Ула почти на границе с Баян-Хонгорским аймаком. Открыто ССМПЭ и не раз исследовано в 70-х гг. прошлого века. Обнажения открываются на юг подковообразно (с радиусом по хорде 1.5 км) и полого спускаются в неглубокую котловину, которая тянется вдоль северного склона Алтан-Улы.

В разрезе Гурилийн-Цава присутствуют залегающие согласно барунгойотская и нэмэгэтинская свиты. Последняя слагает основную часть урочища, где достигает мощности почти 100 м. Низы свиты представлены буровато-серыми песчаниками с прослоями зеленовато-серых и коричнево-бурых глин и гравелитов. В них отмечены характерные для нэмэгэтинских отложений пресноводные моллюски и остатки черепах нескольких групп (Lindholmemydidae, Mongolemys sp., Trionychidae: Шувалов, Чхиквадзе, 1975). Выше по разрезу развито переслаивание зелёных, серых и красных глин с прослоями мергелей, песка и песчаника. В гравелитах и песчаниках встречаются остатки динозавров, а в песчанистых глинах и песках – ящериц и птиц (энанциорнис Gurilynia nessovi Kurochkin, 1999). Ещё выше расположены желтовато-бурые, зеленовато-серые и красновато-бурые песча-

ники с прослоями песчанистых глин, перекрытые пачкой из переслаивающихся пестроцветных глин, гравелитов и песчаников. В линзах серого песка в местонахождении найдены остатки пока неописанных находок ящериц семейства Parasaniwidae. Из промывки в 1991 г. получен фрагмент челюсти Mongolochamopidae.

Нэмэгэтинская свита, сопоставимая по комплексу динозавров (лучше всего известного из Бугийн-Цава, Алтан-Улы I–IV, Хермин-Цава, Цаган Хушу, откуда описаны многие виды завропод, тираннозавров, орнитомимозавров, овирапторозавров, дейнонихозавров, троодонтий, сегнозавров, орнитопод, пахицефалозавров и анкилозавров) с комплексами динозавров Северной Америки, датируется противоречиво. Для неё указывают следующие варианты возраста: рубеж кампана и маастрихта (Kielan-Jaworowska, 1974; Gradziński et al., 1977; Барсболд, 1983; Fox, 1978; Jerzykiewicz, 2000), ранний маастрихт (Gao, Fox, 1996) и маастрихт (Мартинсон и др., 1969; Мартинсон, 1973; Osmólska, 1980; Khand et al.; 2000; Shuvalov, 2000). Подобные датировки игнорируют сходство комплекса нэмэгэтинских динозавров с комплексами не только раннего или всего маастрихта, но и позднего кампана Северной Америки. Если учесть в целом среднекампанскую датировку джадохтских и барунгойотских отложений, то граница сопрягающихся барунгойотской и нэмэгэтинской свит может соответствовать по возрасту позднему кампану (Алифанов, 2014в). Нэмэгэтинская свита, с нашей точки зрения, синхронна с верхнекампанской формацией олдмэн в Канаде.

Следует также учесть, что несомненные маастрихтские отложения имеют место в Приамурье. Они представлены удурчуканской свитой (Россия) и формацией юйлянцзы (Китай), в которых обнаружены остатки динозавров, с преобладанием среди них гадрозаврид (см. главу IV). Однако последнюю фауну нельзя признать одновозрастной с нэмэгэтинской, поскольку она, хотя и беднее, но отличается по составу. В частности, удурчуканская фауна включает анкилозавра из семейства Nodosauridae, неизвестного в Монголии (Туманова и др., 2003, 2004). Отметим, что в районе местонахождения Кундур удурчуканские отложения залегают выше кампанской по возрасту и немой по позвоночным кундурской свиты. Вероятно, именно последняя синхронна с нэмэгэтинской свитой в Южной Монголии.

Ц а г а н - Х у ш у I. Местонахождение открыто в 1948 г. МПЭ АН СССР в центре Нэмэгэтинской котловины (6 км к западу от родника Наран-Булак). Меловые отложения в Цаган-Хушу представлены нэмэгэтинской свитой. Здесь она выходит на поверхность вместе с палеогеновыми отложениями, широко развитыми на северо-западной оконечности местонахождения (видимый контакт двух слоёв имеет протяжённость в 2.5 км).

Меловые отложения Цаган-Хушу представлены в основном алевролитами, аргиллитами и песками. Реже выражены маломощные пласты песчаников и конгломератов. Пески обычно мелкозернистые, часто обладают выраженной слоистостью и показывают различные оттенки серых, желтых и красных тонов. Толщина отдельных пластов достигает нескольких метров. Крупнозернистые пески содержат конкреции из аргиллита и алевролита, а также известковистые включения. Местами пески фациально переходят в тонкие пласты песчаника. Аргиллиты (красные, оливковые, голубые или зеленые) включают известковистые зёрна (до 12 мм в длину) и формируют пласты толщиной от нескольких сантиметров до 1.5 м.

Остатки позвоночных в Цаган-Хушу найдены в песчаных пластах. Нередко многочисленные полные панцири черепах происходят из алевритистых песков. В отложениях Цаган-Хушу обнаружены крокодил (Shamosuchus ulanicus Efimov, 1983), птицы (Ornithurae, включая Hesperornithidae indet.) и динозавры. Последние включают остатки нескольких видов теропод: тираннозавров Alioramus altai Brussate et al., 2009, Maleevosaurus novojilovi (Maleev, 1955), Tarbosaurus bataar (Maleev, 1955), орнитомимозавра Gallimimus bullatus Osmolska et al., 1972.

Ящерицы представлены единственной находкой зубной кости, определяемой нами как Leptochamops sp. (Tupinambidae).

Палеоген (рис. 181)

Д ж и л г а (К а з а х с т а н). Песчаный карьер (свита не указана; верхний палеоцен–нижний эоцен) в 10 км на северо-запад от железнодорожной станции Джилга, Приташкентские Чули (Чимкентская обл., Южный Казахстан). Местонахождение открыл в 1977 г. Л.А. Несов.

Верхний слой (Джилга 1б) формируют белые пески мощностью до 12 м (датируется ранним эоценом). В них обнаружены остатки морских змей (Nessovophis zhylga Averianov, 1997), птиц (Pseudodontornis tshulensis Averianov et al. 1991; Pelagornithidae) и млекопитающих (Artiodactyla). Нижняя часть разреза, состоящая из полутораметрового слоя светло-жёлтых песков, датируется позднейшим палеоценом (Джилга 1а). В этом слое известны остатки растений, рыб, морской змеи Vialovophis zhylan Nessov, 1984; черепах (Cheloniidae, Emydidae, Testudinidae, Trionychidae: Несов, Удовиченко, 1988, Averianov, 1997), крокодилов (Ferganosuchus planus Efimov, 1982), хористодер (cf. Simoedosaurus sp.) и многочисленных млекопитающих (нотоунгуляты, цимолесты, миксодонты, архаичные насекомоядные и грызуны).

Находка единственной ящерицы (Tinosaurus postremus Averianov, 2001) происходит из нижней части разреза местонахождения.

А н д а р а к II (К ы р г ы з с т а н). Овраг Гор в 3 км к северо-востоку от кишлака Андарак (Кыргызстан, Баткентская обл., Ляйлякский район). Известно также местонахождение Андарак I, расположенное юго-восточнее с. Андарак. Андарак II открыт А.К. Рождественским в 1969 г. В 1975 г. экспедиция Палеонтологического института АН СССР собрала здесь остатки наземных позвоночных. Они встречаются в сочетании с раковинами устриц Ostrea turkestanensis, хрящевых и костных рыб, что позволяет отнести отложения Андарака II к распространённым в Ферганской впадине отложениям нижней части алайского яруса (Геккер и др., 1962а, б; Аверьянов, Удовиченко, 1993), ныне датируемой концом раннего эоцена. В Андараке обильны остатки мелких млекопитающих (насекомоядных, грызунов и зайцеобразных), копытных (тапиров, носорогов, аминодонтов, халикотерий, непарнопалых) и хищных (креодонтов) млекопитающих, в основном, среднеэоценового возраста.

Ящерицы представлены фрагментарными находками Varanidae (?Saniwa sp.; Averianov, Danilov, 1997), а также Uromastycidae indet. и Changjiangosauridae indet. (определение автора), но не Agamidae, как предполагалось исходно (Averianov, Danilov, 1996). Для Андарака отмечено семейство Lacertidae (Зерова, Чхиквадзе, 1984), однако, это определение сомнительно и современных подтверждений не имеет.

Ц а г а н - Х у ш у (М о н г о л и я). Местонахождение расположено в пределах Нэмэгэтинской впадины (Монголия, Южно-Гобийский аймак), в 6 км к западу от родника Наран-Булак. Это наиболее западное из серии палеогеновых местонахождений, которые протягиваются вдоль западной части котловины с запада на восток. Материал собран на восточном склоне Цаган-Хушу вдоль сухого русла реки Цаган-Сайр, где в течение нескольких лет производил раскопочные работы Южно-Гобийский отряд ССМПЭ (1973, 1976–1980, 1982–1983 гг.) под руководством В.Ю. Решетова. В местонахождении представлены две пачки: жигден (верхний палеоцен) и бумбан (нижний эоцен) свиты наран. Выходам этих пачек придаётся значение отдельных местонахождений.

Пачка жигден (Цаган-Сайр) представлена делювиально-пролювиальным комплексом перекрывающим нэмэгэтинскую свиту. Её мощность колеблется от 5 до 17 м. Костные остатки многочисленных позднепалеоценовых тетрапод приурочены к розовато-красным алевритам в кровле пачки. Среди млекопитающих отмечены мультитуберкуляты, насекомоядные, анагалиды, неполнозубые, миксодонты, архачные грызуны, нотоунгуляты, пантодонты и диноцераты.

Ящерицы относятся к семействам Changjiangosauridae, Agamidae и Parasaniwidae.

Пачка бумбан (Цаган-Хушу II) имеет озёрно-такырный и озёрно-пролювиальный генезис. В ней обнаружены черепахи (Linholmemididae, Trionychidae, Emydidae,

Testudinidae), крокодилы (Tsaganosuchus infansis Efimov, 1983), птицы (Galliformes, Presbiornitidae, Strigiformes, Haradriiformes, Pelicaniformes, Anseriformes) и млекопитающие: насекомоядные, миксодонты, грызуны, ранние зайцеобразные, приматы, креодонты, нотоунгуляты, кондилярты, диноцераты, парно- и непарнокопытные.

Ящерицы представлены семействами Uromastycidae (Pseudotinosaurus sp.), Glyptosauridae (Melanosaurinae gen. indet.) и Varanidae (Saniwa cf. paucidens).

Х а й ч и н - У л а. Это серия местонахождений в южной и юго-восточной части Бугийн-Цавской (Ингэниховурской) котловины, южнее горы Хайчин-Ула. Номерами (I–V) обозначают последовательность выходов отложений вдоль субширотного обрыва, растянувшегося на 16–17 км. Первые находки эоценовой фауны в Бугийн-Цавской котловине сделаны В.Ф. Шуваловым и участниками разведывательного отряда ССМПЭ, которые затем (Шувалов и др., 1974) выделили свиту хайчин. Последняя прослеживается в местонахождениях Хайчин-Ула II–V. Свита залегает с размывом на породах пачки наран (свита наран-булак) и состоит из отложений аллювиального, озёрно-аллювиального, озёрного и озёрно-такырного генезиса. Сначала хайчинский комплекс датировался границей среднего-позднего эоцена (Беляева и др., 1974; Девяткин, 1981, 1994). Ныне принят среднеэоценовый возраст (Бадамгарав, Решетов, 1985; Lopatin, 2006).

Х а й ч и н - У л а II. Находится в 8 км юго-восточнее горы Хайчин-Ула. Здесь слои свиты хайчин озёрно-аллювиального генезиса обнажаются в серии узких оврагов. Кости позвоночных происходят из нескольких точек. Определены остатки амфибий (Urodela), змей (Boidae, Anilidae, Acrochordidae), черепах (Linholmemididae, Trionychidae, Emydidae, Testudinidae), птиц (Eogruidae) и многочисленных мелких млекопитающих архаичного (диноцератового) комплекса (насекомоядные, грызуны, зайцеобразные, кондилярты, парно- и непарнопалые, диноцераты, мезокреодонты). Млекопитающие составляют основу комплекса тетрапод местонахождения.

Ассоциация ящериц является самой крупной и разнообразной для палеогена в Азии. Находки – челюсти и позвонки – принадлежат Tinosaurus sp. (Agamidae); Pseudotinosaurus asiaticus (Gilmore, 1943); P. ascriptivus Alifanov, 1991 (Uromastycidae); Khaichinsaurus reshetovi Alifanov, 2009, Lentisaurus giganteus Alifanov, 2009, Graminisaurus interruptus Alifanov, 2009, Agamimus gracilis Alifanov, 2009, Lavatisaurus elegans Alifanov, 2009, Acrodontopsis robustus Alifanov, 2009 (Changjiangosauridae), Dornosaurus gobiensis Alifanov, 2012, Khaichinguana eocaenica Alifanov, 2012 (Arretosauridae); Melanosaurinae gen. indet. (Glyptosauridae); Saniwa cf. paucidens, S.cf, grandis (Varanidae). Сделанные ранее определения (Lacertidae и Chamaeleonidae) из Хайчин-Улы (Бадамгарав, Решетов, 1985) не подтверждаются.

Х а й ч и н - У л а III. Местонахождение расположено в 6 км восточнее Хайчин-Ула II. В нём выражены озёрно-прибрежные и озёрные отложения, а комплекс позвоночных представлен беднее, чем в Хайчин-Уле II, что, несомненно, связано с тафономическими особенностями. Ящерицы включают представителей семейств Changjiangosauridae (Lavatisaurus elegans Alifanov, 2009, Acrodontopsis robustus Alifanov, 2009) и Varanidae (Saniwa cf. paucidens).

М е р г е н. Местонахождение открыто в 1981 г. Д. Дашзевегом на юго-востоке Монголии (Восточно-Гобийский аймак), в 20 км северо-западнее железнодорожной станции Дзамын-Удэ. Разрез Мергена состоит из двух частей. Нижняя включает светло-красные песчаники и пески мощностью 10–15 м, которые стратиграфически не сопоставимы с какой-либо известной формацией. Верхняя часть состоит из пестроцветных песчано-глинистых отложений и залегает несогласно на нижней. Находки приурочены к низам верхней части, которые по млекопитающим (цератоморфным непарнопалым, грызунам и насекомоядным) отнесены к среднему эоцену.

Остатки ящериц представлены видами семейства Uromastycidae: Zephyrosaurodion hypsochorosus, Talosaurus tribolosus, Mergenagama paurosa (Gao, Dashzeveg, 1999). Ряд форм, видимо, принадлежит Glyptosauridae (Scincomorpha gen. et sp. indet.: Gao, Dashzeveg, 1999) и Arretosauridae indet. (Anguimorpha incertae sedis: Gao, Dashzeveg, 1999).

Э р г и л и й н - Д з о (А р д ы н - О б о, Э р г и л ь - О б о). Стратотип нижнего олигоцена в Монголии. Находится в 15–18 км к северу от сомона Хатан-Булак. Отложения тянутся к западу на расстояние в 45 км. Местонахождение открыто в 1922 г. Центральноазиатской экспедицией Американского музея естественной истории (Нью-Йорк). Его не раз изучали разные исследовательские группы, в том числе МПЭ АН СССР в 1949 г. и ССМПЭ (с 1969 г.). Разрез, как и все нижнеолигоценовые отложения Юго-Восточной Гоби, состоит из толщи аллювиальных светло-жёлтых песков, гравийников и галечников с прослоями зеленоцветных и красноцветных глин. В кровле верхних слоёв местами выражен прослой коричневатых песчанистых глин (до 2 м). В западных частях обнажений появляются протяжённые линзы красных глин. Нижние слои имеют озёрные генезис (светло-серые с красными прослоями глины).

Из отложений свиты описана так называемая бронтотериевая фауна. Наиболее богата верхняя пачка. Из неё, кроме млекопитающих, происходят амфибии (Urodela indet.), черепахи нескольких семейств: Ergilemys insolutus Matthew et Granger, 1923 (Testudinidae); Platysternidae indet.; Emydidae indet.; Trionychidae indet., Adocidae (Девяткин, 1981; Яновская и др., 1977).

Ящерицы также представлены: Saniwa cf. grandis (Varanidae); Glyptosaurinae gen. indet. (Glyptosauridae), Ergiliinsaurus postumus Alifanov, 2012 (Arretosauridae), cf. Pseudotinosaurus sp. (Uromastycidae). В районе Сэвхуль-Худука (средняя часть местонахождения) из линзы серых гравелитистых песков получены остатки мелких позвоночных, включая ящериц семейства Lacertidae. Наличие в сборах из Эргилийн-Дзо представителей семейства Agamidae (Яновская и др., 1977) не подтверждается, но не исключено.

Хоер-Дзан. Местонахождение расположено в 70 км к востоку от Эргилийн-Дзо (останец Гуа-Тэг), близ станции Дзамын-Удэ. Отсюда отложения свиты эргилийн-дзо протягиваются на территорию Китая (Девяткин, 1981). В Хоер-Дзане представлены типичные для Эргилийн-Дзо группы и формы млекопитающих.

Сборы ящериц включают остатки (челюсти с зубами и позвонки): Ergiliinsaurus postumus Alifanov, 2012 (Arretosauridae), Placosaurus sp.; Placosaurus cf. europaeus (Glyptosauridae) и Saniwa cf. crassa (Varanidae).

Нижнеолигоценовые местонахождения в Долине Озёр (Монголия). Первое местонахождение тетрапод в Долине озёр – Татал-Гол – открыла Центральноазиатская экспедиция американского музея естественной истории (Нью-Йорк). Затем регион исследовала МПЭ АН СССР в 1947 и 1949 гг. Его также активно изучали отряды ССМПЭ в 1970-е и 1980-е годы. В 1995–1997 гг. сбор материалов в Долине Озёр провела Совместная Австрийско-Монгольская экспедиция.

В Долине Озёр нижнеолигоценовые отложения широко развиты и обнажаются вдоль южного борта депрессии на протяжении 200 км. Они занимают чёткое положение между отложениями эоценовой свиты холбоджи-нур и средне-верхнеолигоценовой свиты шанд-гол. В опорном разрезе Мэнхэт-Тэг залегают светло-серые, почти белые кварцевые пески с линзами окатанных галечников (5–7 м). Выше по разрезу преобладают алевриты и зеленоватые или розовые мергелистые глины (6–8 м). Завершает разрез пачка светло-серых песков и гравелитов (10–12 м), в которых захоронены кости крупных млекопитающих и щитки черепах. В прибортовых разрезах свиты представлены, главным образом, галечники, валунники, грубые пески с прослоями красных глин мощностью до 60 м (Девяткин, 1981). Из свиты холбоджи-нур герпетофауна была выделена Совместной Австрийско-Монгольской экспедицией (Böhme, 2007). Находки представлены фрагментами челюстей и костями посткраниального скелета. Изображения некоторых из них не приведены, поэтому коллекция выглядит обработанной очень предварительно.

Тааацин-Гол. Lacertilia: Tinosaurus sp. (Agamidae), Lacerta sp. (Lacertidae), Scincomorpha indet. (сцинкоморфы для палеогена Азии не характерны; прим. автора); Arretosauridae gen indet. (Squamata indet.).

Т а т а л - Г о л. Anura: aff. Uldzinia (Pelobatidae); Lacertilia: Lacerta sp. (Lacertidae).

Х с а н д а - Г о л. Anura: Anura indet.; Lacertilia: Tinosaurus sp. (Agamidae), Lacertidae sp.; Serpentes: Calamagras sp.

И х - А р г а л а н т - Н у р у. Lacertilia: Lacertidae (Lacerta sp.), Pachyglossa fam. indet.

Неоген

М и о ц е н о в ы е м е с т о н а х о ж д е н и я в Д о л и н е О з ё р (М о н г о л и я). Распространены по северному борту средней части Долины Озёр в Монголии. Залегают с размывом на олигоценовых красноцветах и представлены светло-серыми песками с прослоями зеленоватых глин и алевритов мощностью не более 25–30 м. Данные по герпетофауне, как и для нижнеолигоценовых отложений, приведены по результатам сборов Совместной Австрийско-Монгольской экспедиции (Böhme, 2007).

О л о н - О в о н ы - Д е н г. В местонахождении представлена свита лоо (нижний миоцен). В Долине Озёр она является аналогом нижней подсвиты ошин, развитой в Котловине Больших Озёр. В лоо содержатся остатки представителей анхитериево-мастодонтный фауны млекопитающих.

Ящерицы представлены редкими находками Scincomorpha indet. (определение изображением не подкреплено) и Laceridae (Lacerta sp.).

Б у й л с т ы н - Х у д а н г. Верхнемиоценовые отложения в Долине Озёр, как и в других районах Монголии, кроме северо-западной части страны, часто трудно охарактеризовать . Здесь указаны ящерицы Lacerta sp. и Eremias sp. (Lacertidae), а также змеи Eryx sp. 1, 2 (Boidae); Colubrinae gen. indet. 1, 2 и Natricinae indet. (Colubridae).

С о р (Т а д ж и к и с т а н). Местонахождение расположено в Пенджикентском районе Таджикистана, на северо-западной окраине кишлака Сор (левый берег ручья Сор). Кости залегают в линзовидных слоях селевого генезиса, включённых в молассы магианской свиты (ранний плиоцен). Среди остатков позвоночных преобладают млекопитающие, но обнаружен также череп крупной ящерицы, описанной как Varanus darevskii Levshakova, 1986 (Varanidae) (Дмитриева, Несмеянов, 1982).

Б а д х ы з (Т у р к м е н и я). Местонахождение расположено в бессточной впадине Кагзлы-Суйджи в Туркмении (Марыйская обл., Кушкинский район). Остатки ящериц, обнаруженные в 1974 г. (Ананьева, Горелов, 1981), приурочены к россыпи ископаемых остатков (фрагменты костей мелких млекопитающих и ящериц, скорлупа Struthio) в песчаниках гокчинской свиты (поздний плиоцен). Ящерицы относятся к 4 семействам: Scincidae, Lacertidae (Eremias [sp.]), Varanidae (Varanus aff. griseus), Agamidae (Trapelus sanguinolentus).

Плейстоцен

Р у д н ы й А л т а й (К а з а х с т а н). Зубную кость сцинка Ablepharus borealis Darevsky et Tschumakov, 1962 в керне скважины 5044 с глубины 34 м, пробуренной в Восточно-Казахстанской области (Рудный Алтай), выявил геолог И.С. Чумаков (Даревский, Чумаков, 1962). Порода – синевато-серые полутвердые песчанистые глины нижнеплейстоценового возраста (свита не указана). В слое также присутствовали остатки рыб и грызунов (Mymomys sp., Pliomys sp., Lagurodon). A. borealis – единственный вид ящерицы четвертичного возраста, описанный из центральноазиатской части стран бывшего СССР и Монголии.

ПРИЛОЖЕНИЕ 2. ФОТОТАБЛИЦЫ

Объяснения к фототаблицам

Табл. I. Ящерицы семейства Parasaniwidae (Platynota); Монголия, Южно-Гобийский аймак; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барун-гойотская свита.

Фиг. 1–4. Proplatynotia longirostrata Borsuk-Bialynicka, 1984; голотип ZPAL, № MgR-I/68; местонахождение Хульсан: 1 – череп дорсально, 2 – то же вентрально, 3 – то же латерально (вид справа), 4 – правая ветвь нижней челюсти лабиально (Алифанов, 2012, табл. IV, фиг. 4–7).

Фиг. 5–7. Gobiderma pulchrum Borsuk-Bialynicka, 1984; голотип ZPAL, № MgR-III/64; местонахождение Хермин-Цав: 5 – череп и нижняя челюсть дорсально, 6 – то же вентрально, 7 – правая ветвь нижней челюсти лингвально (Алифанов, 2012, табл. IV, фиг. 1–3).

Табл. II. Ящерицы семейства Parasaniwidae (Platynota); Монголия, Южно-Гобийский аймак.

Фиг. 1, 2. Parasaniwidae gen. et sp. nov.; местонахождение Бугийн-Цав; верхний мел, верхний кампан, нэмэгэтинский горизонт, нэмэгэтинская свита: 1 – череп и нижняя челюсть дорсально, экз. ПИН, № 4216/201; 2 – фрагментарный череп латерально, экз. ПИН, № 4216/200.

Фиг. 3–6. Parasaniwidae gen. indet.; экз. ПИН, № 4216/204, туловищный позвонок; местонахождение Гурилийн-Цав; верхний мел, верхний кампан, нэмэгэтинский горизонт, нэмэгэтинская свита: 3 – дорсально, 4 – вентрально, 5 – латерально, 6 – краниально.

Фиг. 7, 8. Tsagansaurus nemegetensis Alifanov, 2018; местонахождение Цаган-Сайр; верхний палеоцен, свита наран-булак, пачка жигден: 7 – правая верхнечелюстная кость лабиально, голотип. ПИН, № 4758/1; 8 – фрагмент левой зубной кости лингвально, экз. ПИН, № 4758/2.

Табл. III. Ящерицы рода Saniwa (Varanidae).

Фиг. 1, 2. Saniwa cf. paucidens; экз. ПИН, № 4757/7; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Цаган-Хушу; нижний эоцен, свита наран, пачка бумбан: 1 – туловищный позвонок дорсально, 2 – то же вентрально.

Фиг. 3, 4. Saniwa cf. grandis; экз. ПИН, № 3107/332; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хайчин-Ула II; средний эоцен, свита хайчин, пачка хайч: 3 – туловищный позвонок дорсально, 4 – то же вентрально.

Фиг. 5, 6. Saniwa cf. crassa; экз. ПИН, № 4751/1; Монголия, Восточно-Гобийский аймак, местонахождение Хоер-Дзан; нижний олигоцен, свита эргилийн-дзо: 5 – туловищный позвонок дорсально, 6 – то же вентрально.

Табл. IV. Ящерицы микроотряда Platynota (Anguimorpha); Монголия, Южно-Гобийский аймак; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Фиг. 1. Cherminotus longifrons Borsuk-Bialynicka, 1984, Cherminotidae; местонахождение Хермин-Цав; череп дорсально; голотип ZPAL, № MgR-III/59.

Фиг. 2, 3. Estesia mongoliensis Norell, McKenna, Novacek, 1992, Cherminotidae; местонахождение Хермин-Цав: 2 – фрагмент черепа и нижняя челюсть вентрально, экз. ПИН, № 3142/363; 3 – часть скелета с черепом дорсально, экз. ПИН, № 3142/362.

Фиг. 4–6. Telmasaurus bialynickae Alifanov, 2012, Saniwididae; голотип ZPAL, № MgR-I/65; местонахождение Хульсан: 4 – череп дорсально, 5 – то же вентрально, 6 – туловищный позвонок вентрально.

Табл. V. Ящерицы микроотряда Diploglossa (Anguimorpha).

Фиг. 1. Dorsetisaurus gen. et sp. nov., Dorsetisauridae; экз. ПИН, № 3334/517, правая верхнечелюстная кость лабиально; Монголия, Уверхангайский аймак, местонахождение Хобур; нижний мел, апт–альб, хухтыкский горизонт, свита не определена.

Фиг. 2, 3. Melanosaurinae gen. indet., Glyptosauridae; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Цаган-Хушу; нижний эоцен, свита наран, пачка бумбан: 2 – фрагмент левой верхнечелюстной кости с зубами, экз. ПИН, № 4757/5; 3 – фрагмент левой зубной кости с зубами, экз. ПИН, № 4757/4.

Фиг. 4. Placosaurus sp., Glyptosauridae; экз. ПИН, № 4751/2, левая верхнечелюстная кость лабиально; Монголия, Восточно-Гобийский аймак, местонахождение Хоер-Дзан; нижний олигоцен, свита эргилийн-дзо.

Табл. VI. Ящерицы микроотряда Xantusiomorpha (Scincomorpha).

Фиг. 1, 2. Eoxanta lacertifrons Borsuk-Bialynicka, 1988, Eoxantidae; голотип ZPAL, № MgR-III/37, череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита: 1 – дорсально, 2 – вентрально.

Фиг. 3. Eoxantidae gen. et sp. nov.; экз. ПИН, № 3334/520, левая зубная кость лингвально; Монголия, Уверхангайский аймак, местонахождение Хобур; нижний мел, апт–альб, хухтыкский горизонт, свита не определена.

Фиг. 4, 5. Slavoia darevskii Sulimski, 1984, Slavoiidae; экз. ПИН, № 4487/14; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, средний–верхний

кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита: 4 – череп и часть посткраниального скелета дорсально, 5 – то же краниолатерально (Алифанов, 2012, табл. I, фиг. 1).

Табл. VII. Ящерицы семейства Hodzhakuliidae (Xanusiomorpha); Монголия, Уверхангайский аймак, местонахождение Хобур; нижний мел, апт–альб, хухтыкский горизонт, свита не определена (Алифанов, 2016а, табл. XII, фиг. 1–13).

Фиг. 1–4. Hodzhakulia magna Nessov, 1985: 1 – левая верхнечелюстная кость лабиально, экз. ПИН, № 3334/534, 2 – то же лингвально; 3 – левая зубная кость лабиально, экз. ПИН, № 3334/529, 4 – то же лингвально. Обозначение: *Ch* –субгоризонтальный гребень.

Фиг. 5, 6. Bagaluus primigenius Alifanov, 2016; голотип ПИН, № 3334/512: 5 – правая верхнечелюстная кость лабиально, 6 – то же лингвально.

Фиг. 7–10. Platynotoides altidentatus Alifanov, 2016: 7 – правая верхнечелюстная кость лабиально, экз. ПИН, № 3334/533, 8 – то же лингвально; 9 – левая зубная кость лабиально, голотип ПИН, № 3334/531, 10 – то же лингвально.

Фиг. 11–13. Carnoscincus eublepharus Alifanov, 2016: 11 – экз. ПИН, № 3334/548, левая верхнечелюстная кость лабиально; 12 – фрагмент левой верхнечелюстной кости лингвально, экз. ПИН, № 3334/549; 13 – правая зубная кость лингвально, голотип ПИН, № 3334/514.

Табл. VIII. Ящерицы семейства Globauridae (Leptoglossa).

Фиг. 1–3. Globaura venusta Borsuk-Bialynicka, 1988; голотип ZPAL, № MgR-III/40; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита: 1 – череп и нижняя челюсть дорсально, 2 – то же вентрально (Алифанов, 2012, табл. I, фиг. 4, 5), 3 – правая ветвь нижней челюсти лингвально.

Фиг. 4. Globauridae gen. et sp. nov.; экз. ПИН, № 3334/523, правая зубная кость лингвально; Монголия, Уверхангайский аймак, местонахождение Хобур; нижний мел, апт–альб, хухтыкский горизонт, свита не определена.

Табл. IX. Ящерицы надсемейства Ardeosauroidea (Leptoglossa).

Фиг. 1–3. Ardeosauridae gen. et sp. nov.; экз. ПИН, № 3334/518; Монголия, Уверхангайский аймак, местонахождение Хобур; нижний мел, апт–альб, хухтыкский горизонт, свита не определена: 1 – фрагментарный череп дорсально; 2, 3 – левая ветвь нижней челюсти лабиально (2) и лингвально (3).

Фиг. 4. Ardeosauridae gen. indet.; экз. ПИН, № 3334/552, лобная кость дорсально; Монголия, Уверхангайский аймак, местонахождение Хобур; нижний мел, апт–альб, хухтыкский горизонт, свита не определена.

Фиг. 5, 6. Carusia intermedia (Borsuk-Bialynicka, 1985), Carusiidae; экз. ПИН, № 3142/359, череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита: 5 – дорсально, 6 – вентрально (Алифанов, 2012, табл. I, фиг. 2, 3).

Табл. X. Фиг. 1–4. Changetisaurus estesi Nessov, 1992, Paramacellodidae; голотип ЗИН, РНТ № F89; Кыргызстан, Баткенская область, местонахождение Чангет, Фергана, правый берег р. Чангет; средняя юра, келловей, балабансайская свита: 1 – череп и нижняя челюсть дорсально, 2 – то же лабиально, 3 – верхнечелюстная кость увеличено лабиально, 4 – то же вентрально.

Табл. XI. Sharovisaurus karatauensis Hecht et Hecht, 1984, Paramacellodidae; голотип ПИН, № 2585/26, скелет на породе (Алифанов, 2012, табл. II); Казахстан, Чимкентская обл., местонахождение Михайловка; верхняя юра, оксфорд–киммеридж, карабастауская свита.

Табл. XII. Фиг. 1–5. Sharovisaurus karatauensis Hecht et Hecht, 1984, Paramacellodidae; голотип ПИН, № 2585/26; Казахстан, Чимкентская обл., близ дер. Михайловка, местонахождение Аулие; верхняя юра, оксфорд–киммеридж, карабастауская свита: 1 – череп и нижняя челюсть вентрально, 2 – хвостовые остеодермы, 3 – спинные остеодермы, 4 – подбородочные остеодермы, 5 – остеодермы правой околобедренной области.

Табл. XIII. Фиг. 1–4. Hoburogekko suchanovi Alifanov, 1989, Gekkonidae s.l.; Монголия, Уверхангайский аймак, местонахождение Хобур; нижний мел, апт–альб, хухтыкский горизонт, свита не определена.

Фиг. 1–3. Ростральная часть черепа, голотип ПИН, № 3334/500: 1 – сверху, 2 – снизу, 3 – сбоку (Алифанов, 2012, табл. III).

Фиг. 4. Правая зубная кость лингвально; экз. ПИН, № 3334/503.

Табл. XIV. Ящерицы инфраотряда Iguanota (Iguania).

Фиг. 1. Leptochamops sp., Teiidae s.l. (Teiumorpha); экз. ПИН, № 3139/10; правая зубная кость лингвально; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Цаган-Хушу; верхний мел, верхний кампан, нэмэгэтинский горизонт, нэмэгэтинская свита.

Фиг. 2. Bavarisaurus sp., Bavarisauridae (Mosasauria); экз. ПИН, № 3953/100, левая зубная кость с зубами; Монголия, Кобдоский аймак, местонахождение Татал; ранний мел; баррем–апт, цаганцабская свита.

Фиг. 3–5. Paravaranus angustifrons Borsuk-Bialynicka, 1984, Paravaranidae (Mosasauria); экз. ПИН, № 4487/15; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская

свита: 3 – череп дорсально, 4 – фрагмент позвоночника с костями правой передней конечности дорсально, 5 – левая стопа вентрально.

Табл. XV. Ящерицы микроотряда Iguanomorpha (Iguania).

Фиг. 1. Temujiniidae gen. indet.; экз. ПИН, № 3334/513, лобная кость дорсально; Монголия, Уверхангайский аймак, местонахождение Хобур; нижний мел, апт–альб, хухтыкский горизонт, свита не определена.

Фиг. 2–5. Igua minuta Borsuk-Bialynicka et Alifanov, 1991, Phrynosomatidae; голотип – ZPAL, № MgR-I/60, фрагментарный череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита: 2 – череп дорсально, 3 – то же вентрально, 4, 5 – левая нижняя челюсть лабиально (4) и лингвально (5).

Фиг. 6, 7. Desertiguana gobiensis Alifanov, 2013, Phrynosomatidae; голотип ПИН, № 4487/9, левая ветвь нижней челюсти; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита: 6 – лабиально, 7 – лингвально (Алифанов, 2013, рис. 2).

Табл. XVI. Ящерицы семейства Arretosauridae (Iguanomorpha); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хайчин-Ула II; средний эоцен, свита хайчин, пачка хайч.

Фиг. 1–7. Dornosaurus gobiensis Alifanov, 2012: 1 – лобная кость дорсально, голотип ПИН, № 3107/321; 2, 3 – фрагмент центральной части правой верхнечелюстной кости лабиально (2) и лингвально (3), экз. ПИН, № 3107/322; 4, 5 – фрагмент окципитальной части правой верхнечелюстной кости лабиально (4) и лингвально (5), экз. ПИН, № 3107/323; 6, 7 – зубная кость лабиально (6) и лингвально (7), экз. ПИН, № 3107/307 (Алифанов, 2012, табл. XV, фиг. 1– 4).

Фиг. 8–13. Khaichinguana eocaenica Alifanov, 2012: 8 – лобная кость, голотип ПИН, № 3107/308; 9, 10 – фрагмент верхнечелюстной кости лабиально (9) и лингвально (10), экз. ПИН, № 3107/309; 11, 12 – левая зубная кость лабиально (11) и лингвально (12), экз. ПИН, № 3107/324); 13 – фрагмент левой зубной кости лингвально, экз. ПИН, № 3107/325 (Алифанов, 2012, табл. XV, фиг. 5–7).

Табл. XVII. Ящерицы семейства Arretosauridae (Iguanomorpha).

Фиг. 1–3. Ergiliinsaurus postumus Alifanov, 2012; голотип ПИН, № 4751/3, фрагмент левой верхнечелюстной кости; Монголия, Восточно-Гобийский аймак, местонахождение Хоер–Дзан; нижний олигоцен, свита эргилийн-дзо: 1 – лабиально, 2 – лингвально, 3 – дорсально (Алифанов, 2012, табл. XVI, фиг. 1).

Фиг. 4. Ergiliinsaurus postumus Alifanov, 2012; экз. ПИН, № 4752/1, фрагмент правой верхнечелюстной кости с зубами лингвально; Монголия, Восточно-Гобийский аймак, местонахождение Эргилийн-Дзо; нижний олигоцен, свита эргилийн-дзо (Алифанов, 2012, табл. XVI, фиг. 2).

Фиг. 5–7. Arretosauridae gen. et sp. indet.; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хайчин-Ула II; средний эоцен, свита хайчин, пачка хайч: 5 – фрагмент правой заглазничной кости дорсально, экз. ПИН, № 3107/330; 6, 7 – фрагмент окципитальной части правой зубной кости с зубами лабио-дорсально (6) и лингвально (7), экз. ПИН, № 3107/331 (Алифанов, 2012, табл. IV, фиг. 3, 4).

Табл. XVIII. Ящерицы семейства Mongolochamopidae (Macrocephalosauria); Монголия, Южно-Гобийский аймак.

Фиг. 1–4. Barungoia vasta Alifanov, 1993; голотип ПИН, № 4487/2; местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита: 1 – череп дорсально, 2 – то же вентрально, 3, 4 – левая ветвь нижней челюсти лабиально (3) и лингвально (4).

Фиг. 5, 6. Dzhadochtosaurus giganteus Alifanov, 1993; голотип ПИН, № 3143/103; местонахождение Тугрикийн-Ширэ; верхний мел, джадохтский горизонт, нижний–средний кампан, джадохтская свита: 5 – череп и нижняя челюсть латерально, 6 – то же дорсально (Алифанов, 2012, табл. V, фиг. 1, 2).

Табл. XIX. Ящерицы надсемейства Mongolochamopoidea (Macrocephalosauria). Монголия, Южно-Гобийский аймак.

Фиг. 1–5. Gobinatus arenosus Alifanov, 1993, Mongolochamopidae; голотип ПИН, № 3142/308, череп и нижняя челюсть; местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита: 1 – череп сверху, 2 – то же снизу, 3 – то же сбоку, 4 – правая ветвь нижней челюсти лабиально, 5 – левая ветвь нижней челюсти лингвально.

Фиг. 6–8. Tchingisaurus multivagus Alifanov, 1993, Pyramicephalosauridae; ПИН, № 3142/309; местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита: 6 – правая ветвь нижней челюсти лабиально, 7 – то же лингвально, 8 – нижнечелюстные зубы увеличено.

Фиг. 9–11. Pyramicephalosauridae gen. indet.; экз. ZPAL, № MgR-II/104; местонахождение Баин-Дзак; верхний мел, джадохтский горизонт, нижний–средний кампан, джадохтская свита: 9 – правая ветвь нижней челюсти лабиально, 10 – то же лингвально, 11 – нижнечелюстные зубы увеличено.

Табл. XX. Ящерицы семейства Gilmoreteiidae (Macrocephalosauria); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Фиг. 1, 2. Aprisaurus bidentatus Alifanov, 2000; голотип ПИН, № 3142/302, череп и нижняя челюсть: 1 – дорсально, 2 – латерально.

Фиг. 3, 4. Darchansaurus estesi Sulimski, 1975; голотип ZPAL, № MgR-III/6, череп и нижняя челюсть: 3 – латерально, 4 – дорсально (Алифанов, 2012, табл. V, фиг. 3, 4).

Табл. XXI. Фиг. 1–4. Macrocephaleon chulsanensis (Sulimski, 1975), Gilmoreteiidae (Macrocephalosauria); голотип ZPAL, № MgR-I/14, скелет; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита: 1 – слепок скелета дорсально, 2 – череп и нижняя челюсть дорсально, 3 – то же вентрально, 4 – то же латерально.

Табл. XXII. Ящерицы семейства Gilmoreteiidae (Macrocephalosauria); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Фиг. 1, 2. Tuberocephalosaurus pompabilis Alifanov, 2000; голотип ПИН, № 3142/328, череп и нижняя челюсть: 1 – латерально, 2 – то же дорсально.

Фиг. 3–5. Alticephalosaurus gilmorei (Sulimski, 1975); ZPAL, № MgR-III/18, череп и нижняя челюсть: 3 – череп дорсально, 4 – то же латерально, 5 – левая ветвь нижней челюсти лабиально.

Табл. XXIII. Ящерицы семейства Cherminsauridae (Macrocephalosauria); Монголия, Южно-Гобийский аймак; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Фиг. 1–3. Cherminsaurus kozlowskii Sulimski, 1975; местонахождение Хермин-Цав: 1 – череп и нижняя челюсть латерально, экз. ПИН, № 3142/303; 2, 3 – череп дорсально (2) и вентрально (3), голотип ZPAL, № MgR-III/24.

Фиг. 4–7 – Cherminsaurus tereschenkoi Alifanov, 2000; голотип ПИН, № 4487/1; местонахождение Хульсан: 4 – ростральная часть черепа дорсально, 5 – то же вентрально, 6 – фрагмент правой ветви нижней челюсти лабиально, 7 – то же лингвально.

Табл. XXIV. Ящерицы семейства Cherminsauridae (Macrocephalosauria); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Фиг. 1, 2. Campedosaurus sulcularis Alifanov, 2000; голотип ПИН, № 3142/341: 1 – фрагментарный череп вентрально, 2 – правая ветвь нижней челюсти лингвально.

Фиг. 3–5. Erdenetesaurus robinsonae Sulimski, 1975; голотип ZPAL, № MgR-III/19: 3 – фрагментарный череп латерально, 4 – фрагмент правой ветви нижней челюсти лингвально, 5 – нижнечелюстные зубы увеличено.

Табл. XXV. Ящерицы микроотряда Priscagamia (Chamaeleomorpha); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Фиг. 1–3. Gladidenagama semiplena Alifanov, 1996, Gladidenagamidae fam. nov.; ПИН, № 3142/319: 1 – череп дорсально, 2 – то же вентрально, 3 – левая ветвь нижней челюсти лингвально.

Фиг. 4–6. Priscagama gobiensis Borsuk-Białynicka et Moody, 1984, Priscagamidae; экз. ПИН, № 3142/320: 4 – череп дорсально, 5 – то же вентрально, 6 – левая ветвь нижней челюсти лингвально (Алифанов, 2012, табл. VI, фиг. 1–3).

Табл. XXVI. Ящерицы семейства Priscagamidae (Priscagamia); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Фиг. 1–3. Chamaeleognathus iordanskyi Alifanov, 1996; голотип ПИН, № 3142/34: 1 – череп и правая ветвь нижней челюсти дорсально, 2 – то же вентрально, 3 – то же латерально (Алифанов, 2012, табл. VI, фиг. 4–6).

Фиг. 4, 5. Phrynosomimus asper Alifanov, 1996; ПИН, № 3142/318, череп и нижняя челюсть: 1 – череп дорсально, 2 – левая ветвь нижней челюсти лингвально.

Табл. XXVII. Фиг. 1–5. Adamisaurus magnidentatus Sulimski, 1972, Adamisauridae; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний–верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита: 1, 2 – череп и нижняя челюсть дорсально (1) и латерально (2), экз. ПИН, №, № 3142/355; 3 – небо дорсально; 4 – левая ветвь нижней челюсти лингвально, экз. № 3142/315; 5 – то же лабиально.

Табл. XXVIII. Ящерицы семейства Isodontosauridae (Pachyglossa); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Баин-Дзак; верхний мел, джадохтский горизонт, нижний–средний кампан, джадохтская свита.

Фиг. 1, 2. Isodontosaurus gracilis Gilmore, 1943; экз. ZPAL, № MgR-II/39, фрагментарный череп и нижняя челюсть: 1 – дорсально, 2 – вентрально.

Фиг. 3, 4. Parauromastyx gilmorei Alifanov, 2004; голотип – ZPAL, № 5/301: 3 – череп и нижняя челюсть латерально; 4 – правая ветвь нижней челюсти лингвально.

Табл. XXIX. Ящерицы семейства Changjiangosauridae (Pachyglossa); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хайчин-Ула II; средний эоцен, свита хайчин, пачка хайч.

Фиг. 1–7. Khaichinsaurus reshetovi Alifanov, 2009; голотип ПИН, № 3107/227 (Алифанов, 2009, табл. X, фиг. 1; Алифанов, 2012, табл. VII, фиг. 1–4): 1–4 – левая верхнечелюстная кость лабиально (1), лингвально (2), дорсально (3) и вентрально (4), 5–7 – левая зубная кость лабиально (5), лингвально (6) и дорсально (7).

Фиг. 8–10. Lentisaurus giganteus Alifanov, 2009; голотип ПИН, № 3107/226, левая верхнечелюстная кость: 8 – лабиально, 9 – лингвально, 10 – дорсально (Алифанов, 2009, табл. X, фиг. 2; Алифанов, 2012, табл. VII, фиг. 5–7).

Табл. XXX. Ящерицы семейства Changjiangosauridae (Pachyglossa); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хайчин-Ула II; средний эоцен, свита хайчин, пачка хайч.

Фиг. 1, 2. Graminisaurus interruptus Alifanov, 2009; голотип ПИН, №3107/234, правая зубная кость: 1 – лабиально, 2 – лингвально (Алифанов, 2009, табл. XI, фиг. 1; Алифанов, 2012, табл. VIII, фиг. 1, 2)

Фиг. 3, 4. Agamimus gracilis Alifanov, 2009; голотип ПИН, № 3107/280, правая зубная кость: 3 – лабиально, 4 – лингвально (Алифанов, 2009, табл. XI, фиг. 2; Алифанов, 2012, табл. VIII, фиг. 3, 4).

Фиг. 5, 6. Lavatisaurus elegans Alifanov, 2009; голотип ПИН, № 3107/257, левая зубная кость: 5 – лабиально, 6 – лингвально (Алифанов, 2009, табл. XI, фиг. 3; Алифанов, 2012, табл. VIII, фиг. 5, 6).

Фиг. 7, 8. Acrodontopsis robustus Alifanov, 2009; голотип ПИН, № 3107/246, правая зубная кость: 7 – лабиально, 8 – лингвально (Алифанов, 2009, табл. XI, фиг. 4; Алифанов, 2012, табл. VIII, фиг. 7, 8).

Табл. XXXI. Ящерицы микроотряда Pachyglossa (Agamognatha); Монголия, Южно-Гобийский аймак; средний эоцен, свита хайчин, пачка хайч.

Фиг. 1–3. Pseudotinosaurus asiaticus (Gilmore, 1943), Uromastycidae; местонахождение Хайчин-Ула II: 1 – правая верхнечелюстная кость лингвально, экз. ПИН, №3107/218; 2 – левая зубная кость лабиально, голотип ПИН, № 3107/214, 3 – то же лингвально.

Фиг. 4. Pseudotinosaurus ascriptivus Alifanov, 1991, Uromastycidae; местонахождение Хайчин-Ула III; голотип ПИН, № 4382/1, правая зубная кость лингвально.

Фиг. 5. Tinosaurus sp., Agamidae; местонахождение Хайчин-Ула II; экз. ПИН, №3107/225, фрагмент правой зубной кости лингвально.

Таблица I

Таблица II

Таблица III

Таблица IV

Таблица V

1

5 мм

2

3

2 мм

4

5 мм

Таблица VI

Таблица VII

Таблица VIII

Таблица IX

Таблица X

Таблица XI

50 мм

Таблица XII

Таблица XIII

3 мм

3 мм

Таблица XIV

Таблица XV

Таблица XVI

Таблица XVII

Таблица XVIII

1

3

4

2

10 мм

5

6

15 мм

Таблица XIX

Таблица XX

Таблица XXI

30 мм

Таблица XXII

Таблица XXIII

Таблица XXIV

1

2

10 мм

3

10 мм

4

5

Таблица XXV

Таблица XXVI

10 мм

Таблица XXVIII

Таблица XXIX

1

5

2

6

10 мм

3

4

7

10

8

10 мм

9

Таблица XXX

Таблица XXXI